

SÉRIE A,
N° 2.294

THÈSES

N° D'ORDRE
3.165

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

DAGET JACQUES

1^{re} THÈSE

RÉVISION DES AFFINITÉS PHYLOGÉNÉTIQUES
DES POLYPTÉRIDÉS

2^e THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 18 Juin 1949 devant la Commission d'examen

MM. PRENANT, *Président*

GRASSÉ
PIVETEAU } *Examineurs*

1949

FACULTÉ DES SCIENCES

Nom du Candidat : **DAGET**

Prénoms : **Jacques, Marie, Albert**

Date de la soutenance : **18 Juin 1949**

Numéro d'ordre : **Série A 2294. — N° 3165**

DAGET (Jacques). — Révision
des affinités phylogénétiques des
Polyptéridés. — *Dakar*, Institut
français d'Afrique noire, 1950,
in-4°, 180 p., 57 fig.

Th. Sc. Nat., Paris, 1949.
Série A. 2.294. N° 3.165.

DAGET (Jacques). — Révision
des affinités phylogénétiques des
Polyptéridés. — *Dakar*, Institut
français d'Afrique noire, 1950,
in-4°, 180 p., 57 fig.

Th. Sc. Nat., Paris, 1949.
Série A. 2.294. N° 3.165.

DAGET (Jacques). — Révision
des affinités phylogénétiques des
Polyptéridés. — *Dakar*, Institut
français d'Afrique noire, 1950,
in-4°, 180 p., 57 fig.

Th. Sc. Nat., Paris, 1949.
Série A. 2.294. N° 3.165.

DAGET (Jacques). — Révision
des affinités phylogénétiques des
Polyptéridés. — *Dakar*, Institut
français d'Afrique noire, 1950,
in-4°, 180 p., 57 fig.

Th. Sc. Nat., Paris, 1949.
Série A. 2.294. N° 3.165.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547113_0006

SÉRIE A,
N° 2.294

THÈSES

N° D'ORDRE
3.165

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

DAGET JACQUES

1^{re} THÈSE

RÉVISION DES AFFINITÉS PHYLOGÉNÉTIQUES
DES POLYPTÉRIDÉS

2^e THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 18 Juin 1949 devant la Commission d'examen

MM. PRENANT, *Président*

GRASSÉ
PIVETEAU } *Examineurs*

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. A. CHATELET.

PROFESSEURS

L. BLARINGHEM ...	T Botanique.	TEISSIER	T Zoologie.
G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	MANGENOT	T Biologie végétale.
A. DENJOY	T Théorie des Fonctions et Topologie.	P. AUGER	T Physique quantique et relativité.
L. LUTAUD	T Géographie physique et géologie dynamique.	MONNIER	Physiologie générale.
E. DARMOIS	T Enseignement de Physique.	PIVETEAU	Géologie.
Robert LÉVY	T Physiologie comparée.	ROCARD	T Physique.
Henri VILLAT	T Mécanique des fluides et applications.	H. CARTAN	Calcul différentiel.
Ch. JACOB	T Géologie.	SCHAEFFER	T Physiologie des fonctions.
P. PASCAL	T Chimie générale.	LAFFITTE	Chimie (P.C.B.).
M. FRÉCHET	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	FAVARD	Calcul des probabilités et Physique-Mathématique.
M ^{me} RAMART-LUCAS	T Chimie organique.	COULOMB	T Physique du globe.
Foch	T Mécanique physique et expérimentale.	M ^{lle} COUSIN	T Biologie animale (P.C.B.).
PAUTHENIER	T Electrotechnique générale.	CHRÉTIEN	Chimie (P.C.B.).
DE BROGLIE	T Théories physiques.	DRACH	Zoologie.
JOB	T Chimie générale.	KASTLER	Physique.
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées.	CHATELET	T Arithmétique et théorie des nombres.
COMBES	T Physiologie végétale.	EPHRUSSI	T Génétique.
GARNIER	T Géométrie supérieure.	WURMSER	T Biologie physico-chimique.
PÉRÈS	T Mécanique rationnelle.	BAUER	T Chimie-Physique.
HACKSPILL	T Chimie minérale.	RIVIÈRE	Géologie (P.C.B.).
LAUGIER	T Physiologie générale.	GAUTHERET	Biologie végétale (P.C.B.).
TOUSSAINT	T Technique Aéronautique.	LUCAS	Physique.
M. CURIE	T Physique (P.C.B.).	MAX MORAND	Physique.
G. RIBAUD	T Hautes températures.	ARNULF	Optique appliquée.
CHAZY	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	A. THOMAS	Evolution des êtres organisés.
CROZE	T Physique théorique et physique céleste.	SOLEILLET	Physique.
DUPONT	T Théories chimiques.	FORTIER	T Mécanique expérimentale des fluides.
VALIRON	T Calcul différentiel et Calcul intégral.	DANJON	T Astronomie.
BARRABÉ	Géologie structurale et géologie appliquée.	FROMAGEOT	Chimie biologique.
VAVON	T Analyse et mesures chimiques.	LAPORTE	Physique générale et Radio-activité.
G. DARMOIS	T Mathématiques générales.	JANET	Mathématiques générales.
Jacques BOURCART	Géographie physique et géologie dynamique.	PETIT	T Biologie Maritime.
AUBEL	T Chimie biologique.	QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.
M ^{me} JOLIOT-CURIE	T Physique générale et Radio-activité.	GALLIEN	Biologie animale (P.C.B.).
PLANTEFOL	T Botanique.	EICHORN	Biologie végétale (P.C.B.).
CABANNES	T Recherches physiques.	DE CUGNAC	Biologie végétale (P.C.B.).
GRASSÉ	T Evolution des êtres organisés.	LAVAL	Physique (P.C.B.).
PRÉVOST	T Chimie organique.	M ^{lle} CAUCHOIS	Chimie physique.
BOULIGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	THELLIER	Physique du globe.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	AUDUBERT	Electrochimie.
WYART	Minéralogie.	L. HÉRITIER	Génétique.
		GRIVET	T Radio-Electricité.
		PONCIN	Mécanique des Fluides.
		THIRY	T Mécanique appliquée.
		DUBREIL	Mathématiques générales.
		QUELET	Chimie (P.C.B.).
		JUNG	Géologie.

Secrétaire Ch. MONIER.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

**LA LIGNE LATÉRALE ;
SES FONCTIONS**

Vu et approuvé :

Paris, le 13 juin 1949,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

A. CHÂTELET.

Vu

et permis d'imprimer:

*Le Recteur de l'Académie
de Paris,*

Jean SARRAILH.



SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.

I. Position du problème	9
II. But du présent travail	10
III. Matériel et méthodes	11
 EAILLES	13
 NEUROCRÂNE	29
I. Degré d'ossification du neurocrâne	30
II. Voûte du neurocrâne	38
III. Région ethmoïdale et myodome antérieur	43
IV. Fosse hypophysaire et myodome postérieur	48
V. Cavité faciale et canal jugulaire	56
VI. Labyrinthe et fosse de Bridge	59
VII. Relations entre les artères et le neurocrâne	64
VIII. Région occipitale et joint cranio-vertébral	67
IX. Parasphénoïde	72
 CANAL ET ORGANES SENSORIELS DU CRÂNE	79
 LIGNES SENSORIELLES DU CORPS	85
 CRÂNE DERMIQUE	87
I. Série supraorbitaire	87
II. Série infraorbitaire	88
III. Série préoperculo-mandibulaire	98
IV. Série operculo-gulaire	101
V. Série spiraculaire	102
 SQUELETTE VISCÉRAL	105
I. Palato-carré	105
II. Mandibule	108
III. Os de membrane associés à l'arc mandibulaire	110
IV. Arc hyoïde	112
V. Arcs branchiaux	120

SQUELETTE AXIAL	123
NAGEOIRES PAIRES (Artioptérygies)	129
I. Ceinture scapulaire primaire	129
II. Ceinture scapulaire dermique	133
III. Nageoire pectorale (Omoptérygie)	135
IV. Ceinture et nageoire pelviennes (Ischioptérygie)	140
NAGEOIRES IMPAIRES (Périssoptérygies)	143
I. Nageoire dorsale (Notoptérygie)	143
II. Nageoire anale (Proctoptérygie)	146
III. Nageoire caudale (Uroptérygie)	148
ORGANES RESPIRATOIRES	149
I. Branchies externes	149
II. Corps postbranchial	151
III. Vessie aérienne	153
AFFINITÉS PHYLOGÉNÉTIQUES ET ÉVOLUTION DES POLYPTÉRIDÉS..	157
BIBLIOGRAPHIE	171

AVANT-PROPOS

I. Position du problème

En 1802, Etienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE, qui avait accompagné l'armée française, en qualité de membre de la Commission des Sciences, dans l'expédition d'Egypte dirigée par Bonaparte, publia l'« Histoire naturelle et description d'un nouveau genre de Poisson du Nil, nommé Polyptère ». La Systématique des Poissons était alors fort imparfaite, et le nouveau genre fut placé par son descripteur dans l'ordre des Abdominaux. GEOFFROY SAINT-HILAIRE ne méconnaissait cependant pas pour autant le problème taxonomique posé par le *Polypterus bichir* : « Je me crois fondé à décider, concluait-il, que le bichir, répugnant à entrer dans toutes les divisions connues, doit être considéré comme un être isolé, et comme dans cet état d'anomalie que les naturalistes ont coutume de désigner sous le nom de genre nouveau ; en conséquence, j'établis ce genre ainsi qu'il suit : *Polypterus* : un seul rayon branchiostège, deux événements, un grand nombre de nageoires, *P. bichir*. »

Le genre voisin *Calamoichthys* ne fut créé qu'en 1865, par A. SMITH, lorsque ce dernier reçut du Vieux Calabar quelques exemplaires de *C. calabaricus*.

D'après une récente révision de POLL (1942), la famille des *Polypteridae* comprend actuellement les genres, espèces et sous-espèces suivants :

Genre *Polypterus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1802).

P. ansorgei (Boulenger, 1910).

P. delhezi (Boulenger, 1899).

P. weeksi (Boulenger, 1898 = *P. schoutedeni*, Pellegrin, 1923).

P. ornatipinnis (Boulenger, 1902).

P. bichir bichir (Geoffroy Saint-Hilaire, 1802).

P. bichir lapradei (Steindachner, 1869).

P. bichir katangæ (Poll, 1941).

P. endlicheri endlicheri (Heckel, 1849).

P. endlicheri congicus (Boulenger, 1898).

P. senegalus (Cuvier, 1829 = *P. arnaudi*, Duméril, 1870) (1).

P. retropinnis retropinnis (Vaillant, 1899).

P. retropinnis lowei (Boulenger, 1911).

P. palmas (Ayres, 1850 = *P. buettikoferi*, Steindachner, 1891).

genre *Calamoichthys* (J. A. Smith, 1865).

C. calabaricus (J. A. Smith, 1865).

(1) Les sous-espèces de *P. senegalus* distinguées par POLL ne semblent pas jusqu'à présent être suffisamment bien définies (DAGET, 1948). Il n'en sera pas fait mention au cours de ce travail.

Les *Polypteridae* se rencontrent exclusivement dans les eaux douces de l'Afrique équatoriale et sus-équatoriale. Le double problème de leur isolement systématique et de leur endémisme présente un intérêt exceptionnel pour l'évolution des Poissons et le peuplement du continent africain. AGASSIZ, insérant la première description anatomique détaillée des Polyptères dans ses « Recherches sur les Poissons fossiles » (1835), n'hésitait pas à déclarer que l'étude de la tête seule ouvrait « un champ entièrement neuf à l'Ichthyologie ». Parmi les anatomistes qui s'engagèrent dans la voie ainsi ouverte, et poursuivirent l'œuvre ébauchée par AGASSIZ, citons seulement les noms de J. MÜLLER, LEYDIG, TRAQUAIR, POLLARD, BUDGETT, KERR, ALLIS, STENSIÖ, HOLMGREN, JARVIK, PEHRSON. L'anatomie morphologique des Polyptéridés est maintenant bien connue, classique pourrait-on dire, au moins dans ses lignes essentielles. Il n'en est pas de même de leur embryologie, nos connaissances en ce domaine étant réduites aux descriptions sommaires et déjà anciennes des quelques stades obtenus par BUDGETT au prix de grandes difficultés. Quant aux affinités réelles des Polyptéridés vis-à-vis des autres groupes de Poissons vivants ou fossiles, elles n'ont encore jamais été étudiées d'une façon approfondie, ce qui explique le désaccord des auteurs au sujet de la position systématique des Polyptéridés. Ces derniers, d'abord considérés par HUXLEY (1861) et WOODWARD (1891) comme représentants de la sous-classe des Crossoptérygiens, sont maintenant rapprochés des Actinoptérygiens. Toutefois, alors que GOODRICH (1928) et ALDINGER (1937) proposent de les rattacher aux Palaeoniscidés, STENSIÖ (1921, 1932) les range dans une sous-classe intermédiaire entre les Crossoptérygiens et les Actinoptérygiens, pour laquelle il introduisit le nom de Brachioptérygiens.

II. But du présent travail

Sur les conseils de M. le Professeur PIVETEAU, j'ai repris l'étude des Polyptères. Il eut été souhaitable d'étudier d'abord l'embryologie du groupe. Malheureusement, l'obtention d'œufs et d'embryons s'étant révélée sur le terrain délicate et aléatoire, je me suis vu obligé d'y renoncer. J'ai cependant l'espoir de pouvoir reprendre ces investigations dans un avenir prochain, grâce à l'installation d'une base permanente de l'Institut Français d'Afrique Noire, au centre de la zone d'inondation du Niger, au Soudan français. On trouvera plus loin un bref aperçu du matériel que j'ai pu collecter dans cette région, au cours d'un séjour d'une année. Il était suffisant pour permettre une étude morphologique et anatomique des Polyptères, qui s'est révélée fructueuse en aperçus nouveaux sur les relations entre ce groupe actuel et les Actinoptérygiens primitifs fossiles.

Le présent travail comporte d'abord une mise au point de l'organisation des Polyptères : n'y ont été examinées en détail que les structures squelettiques, les seules vraiment utilisables pour une comparaison avec les formes fossiles. J'ai contrôlé, chaque fois que je l'ai pu, les résultats déjà publiés, et en ai résumé l'essentiel. De fréquentes références permettent de se reporter, pour plus de détails, aux travaux originaux dont la liste figure à la Bibliographie. Il m'a été, en outre, possible de rectifier certaines inexactitudes et de combler plusieurs lacunes, notamment en ce qui concerne la formation des écailles, la vascularisation et les processus d'ossification périchondrale et achondrale. A ce point de vue, un jeune *P. senegalus* de 46 mm. s'intercale très heureusement entre le stade de 30 mm., décrit par BUDGETT et MOY-THOMAS, et les stades plus âgés décrits par d'autres auteurs.

Une étude morphologique précise fait ressortir les affinités des Polyptéridés avec les Actinoptérygiens. Plus ce travail avançait, plus il apparaissait clairement que les Polyptéridés sont complètement isolés au point de vue systématique ; pour chaque structure, pour chaque organe, les homologues et les rapprochements

ont dû être cherchés dans des groupes différents, tantôt actuels (*Acipenser*, *Amia*), tantôt fossiles. C'est pourquoi j'ai renoncé à séparer la partie descriptive de la partie comparative, pour traiter simultanément l'une et l'autre.

L'exposé se termine par un résumé des caractères des Polyptéridés, et une tentative pour replacer l'évolution de cette famille dans le cadre plus général de l'évolution des Actinoptérygiens.

III. Matériel et méthodes

Pour l'étude anatomique, j'ai utilisé les espèces et les stades suivants :

Polypterus senegalus : 46, 53, 93, 145 mm. et adultes.

Polypterus bichir lapradei : 194 mm. et adultes.

Polypterus endlicheri endlicheri : adultes.

Calamoichthys calabaricus : adultes.

Je disposais en outre d'un assez grand nombre de stades intermédiaires, surtout pour *P. senegalus*, qui ont été examinés seulement du point de vue de la morphologie externe. En voici la liste complète :

P. senegalus : 54, 107, 113, 118, 121, 122, 124, 126, 130, 132, 135, 136, 137, 138, 139, 141, 142, 143, 147, 149, 149, 158, 170 mm.

P. b. lapradei : 211, 222, 248, 253, 290 mm.

Tous les Polyptères ont été récoltés dans la zone d'inondation du delta central du Niger, entre Diafarabé et le lac Débo (Soudan français). Les *Calamoichthys* m'ont été fournis par M. GOUSSEF, qui les avait reçus vivants à l'aquarium du Musée de la France d'Outre-Mer, à Vincennes.

a) Techniques courantes. — Pour les dissections, j'ai utilisé dans certains cas les deux modes de coloration suivants : 1) Coloration des éléments osseux par une solution alcoolique faible de sulfonate d'alizarine ; 2) Coloration des éléments cartilagineux par une solution alcoolique à 0,25 % de bleu de toluidine, acétifiée. Après un séjour d'environ 48 heures dans la solution colorante, la pièce est lavée à l'alcool à 70 % acidifié, jusqu'à ce que le liquide de lavage reste incolore.

Pour les coupes histologiques, le matériel avait été fixé vivant soit dans le liquide de Bouin, soit dans l'eau formolée à 10 %. La décalcification a été effectuée par des solutions d'acide trichloracétique à 5 ou 7 %. J'ai obtenu les meilleurs résultats en prolongeant l'action de l'agent décalcifiant jusqu'à trois semaines pour les pièces de taille courante. J'ai utilisé en outre la méthode de double inclusion, paraffine-celloïdine, de la façon suivante : les pièces décalcifiées et déshydratées sont portées dans une solution à 1 % de celloïdine dans l'acétate d'amyle, et, au bout de plusieurs jours, directement dans le toluène puis dans les bains de paraffine.

Pour l'anatomie topographique, la coloration de Mallory, rapide et sûre, est certainement la meilleure. Les coupes sont beaucoup plus lisibles qu'à l'hémalum-éosine. On peut reprocher seulement à la coloration de Mallory de ne pas toujours bien différencier les fibres nerveuses. Toutes les coupes ont été effectuées en série, à une épaisseur de 10 μ .

b) Techniques particulières. — Pour l'étude des écailles, la décalcification présente l'inconvénient de faire disparaître complètement la couche anhiste

superficielle de ganoïne. Il est nécessaire de contrôler les résultats obtenus par les méthodes histologiques courantes, sur des coupes polies par usure. J'ai utilisé la méthode rapide suivante :

Une rondelle d'écaille, sciée dans la région à étudier, est fixée sur une lame dans une masse de baume cuit. L'ensemble est poli à la poudre à émeri, puis sur une pierre à grain fin, et la surface dressée examinée à grossissement faible en lumière réfléchie. Une coloration superficielle à l'alizarine de cette surface dressée donne également de bons résultats.

Pour l'étude *in toto* du réseau vasculaire creusé à l'intérieur des écailles juvéniles, les écailles décalcifiées ont été mordancées par une solution d'alun de fer à 5 % pendant 30 minutes à l'étuve à 45°. Elles ont été ensuite colorées par l'hématoxyline de Regaud pendant 30 minutes à l'étuve à 45°, et la coloration différenciée par une solution d'alun de fer à 5 %. Les écailles ont été ensuite déshydratées, éclaircies au toluène et montées dans le baume.

Tous les dessins ont été exécutés à la chambre claire, ou à l'appareil à projeter, les reconstructions graphiques par la méthode des projections orthogonales banale.

*
**

Avant de commencer l'exposé de ce travail, je tiens à remercier tous ceux qui m'ont aidé dans sa réalisation.

A M. le professeur PIVETEAU, qui a inspiré le sujet de cette thèse, je suis heureux d'exprimer ma profonde gratitude pour l'intérêt qu'il n'a cessé de porter à mes travaux ainsi que pour les conseils et encouragements de toutes sortes qu'il m'a toujours donnés.

J'exprime également ma vive et respectueuse reconnaissance à MM. les professeurs PRENANT et GRASSÉ qui ont bien voulu accepter d'examiner et de juger cette thèse, malgré les multiples occupations auxquelles ils ont à faire face en cette période de l'année.

A M. le professeur BERTIN, dans le laboratoire duquel j'ai effectué mes premières recherches d'Ichthyologie, et à M. le professeur MONOD, directeur de l'Institut Français d'Afrique Noire, qui m'a accordé les plus grandes facilités pour aller au Soudan observer sur place la biologie des Polyptères et récolter le matériel à étudier, j'adresse mes plus vifs remerciements. C'est au laboratoire des Pêches et Productions coloniales d'origine animale du Muséum d'Histoire Naturelle, également dirigé par M. le professeur MONOD, que cette étude a été menée à son terme.

M. BUDKER, sous-directeur de laboratoire au Muséum, m'a toujours dispensé d'utiles directives ; M. CHAUX, assistant, Mlles FAUCHEUR et PATHIER, M. LORIOU m'ont grandement aidé dans la réalisation matérielle de ce travail : à tous j'exprime mes sincères remerciements.

ÉCAILLES

Le corps des Polyptéridés est entièrement recouvert d'écailles ganoïdes épaisses, disposées en rangées longitudinales et transversales régulières. Ces écailles sont rendues solidaires les unes des autres : 1) par une apophyse triangulaire du bord supérieur de chacune d'elles, qui se loge dans une cavité correspondante du bord inférieur interne de l'écaille située au-dessus, dans la même série transversale (peg and socket articulation, Dorn und Grubenartikulation) ; 2) par une apophyse rostro-supérieure, large et à pointe arrondie, qui passe sous les écailles de la rangée antérieure. Ces apophyses sont typiquement développées dans la région abdominale ; elles disparaissent progressivement sur les petites écailles de la région caudale, dont la forme tend à devenir exactement rhombique.

La partie de la surface de l'écaille qui n'est pas située sous les écailles voisines est recouverte d'une couche de ganoïne brillante, généralement lisse, et toujours finement pointillée de pores microscopiques. Les écailles juvéniles, par contre, présentent des aspérités dues au mode de formation de leur couche superficielle, et qui subsistent plus ou moins longtemps. Deux cas méritent d'être signalés à ce point de vue. Les écailles de *P. weeksi* présentent en leur centre des crêtes ou vermiculations irrégulières en relief, très caractéristiques à l'état jeune ; elles ne disparaissent pas chez l'adulte quoiqu'elles soient plus émoussées (POLL, 1942, p. 162). La surface des écailles de *P. retropinnis* offre également une rugosité très accusée, appréciable au toucher, et due à l'existence d'aspérités ; ces dernières plus ou moins arrondies, toujours remarquables chez le jeune, subsistent même à l'état adulte.

Par leur forme, leur disposition et leur mode d'articulation, les écailles de Polyptéridés s'apparentent de très près à celles des Lepisostéidés modernes et de certains Palaeoniscoïdes fossiles, par exemple *Palaeoniscus freieslebeni* (ALDINGER, 1937, p. 112, fig. 28). En ce qui concerne la structure histologique, les écailles des Polyptéridés sont formées de trois couches superposées : une interne d'isopédine, une moyenne lacuneuse et vascularisée, et une externe de ganoïne. Mais alors que la plupart des auteurs les considèrent pour cette raison comme appartenant au type palaeoniscoïde, caractéristique des Actinoptérygiens primitifs (GOODRICH, 1907 b ; 1909, p. 292 ; 1928 ; ALDINGER, 1937, p. 215 et 227-229), MATVEIEV (1940, p. 651) déclare que « la structure des écailles osseuses des Polyptères est très semblable au type des écailles cosmoïdes des Ostéolépidés ».

J'ai examiné la structure d'écailles adultes de *P. senegalus*, *P. bichir lapraidei*, *P. endlicheri endlicheri* et *C. calabaricus*, ainsi que des écailles en voie de formation ou juvéniles aux stades de 46 mm., 93 mm. et 163 mm., chez *P. senegalus*. Certains détails avaient jusqu'à présent échappé aux descriptions des auteurs, et notamment de SEWERTZOV (1932) qui a étudié le développement des écailles de *P. delhezi*. Il est alors apparu nécessaire de reprendre la comparaison tentée par ALDINGER (1937) entre les écailles de Polyptéridés et de Palaeoniscoïdes, et d'amender certaines des conclusions de cet auteur.

La peau des Polyptéridés comprend trois assises superposées : 1) l'épiderme pluristratifié, formé uniquement chez le jeune de cellules épithéliales. Il s'y développe au cours de la croissance de grosses cellules sécrétrices (Kolben ou Kolben-

zellen, RAUTHER, 1940, p. 27, fig. 20) ; 2) une couche dermique moyenne, formée d'un tissu conjonctif lâche, riche en cellules mésenchymateuses et en vaisseaux sanguins ; 3) une couche dermique profonde entourant la musculature (faserige Cutisschicht, SEWERTZOV, 1932). Elle est formée de fibres conjonctives transversales serrées, entre lesquelles sont disposées des cellules allongées.

La première ébauche de l'écaille apparaît à l'intérieur de la couche dermique moyenne, sous forme d'une plaque mince, à structure lamelleuse, non perforée,

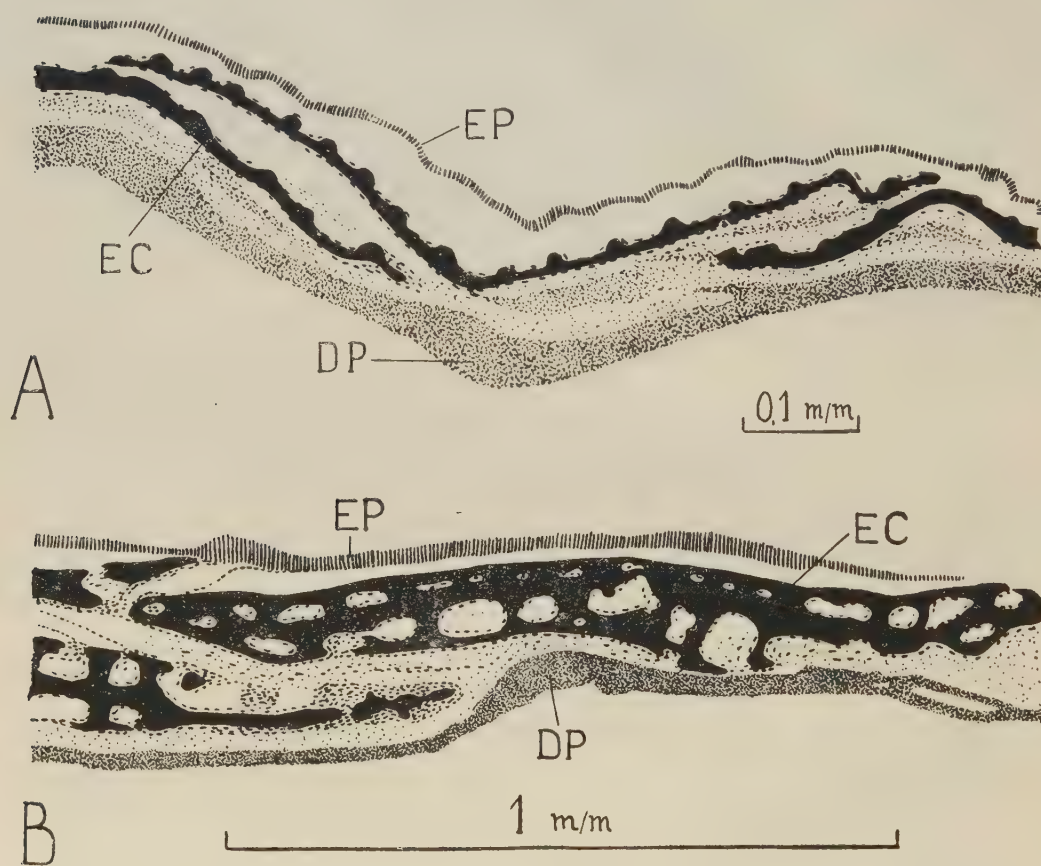


FIG. 1. — *Polypterus senegalus*. Formation des écailles.

A. Stade de 46 mm. Des bourrelets apparaissent sur l'écaille primordiale.

B. Stade de 93 mm. Le réseau superficiel et le réseau profond sont formés.

DP, couche profonde fibreuse du derme.

EC, écaille.

EP, épiderme.

dont l'épaisseur uniforme ne dépasse pas 12 à 15 μ . Des cellules mésenchymateuses sont accolées sur ses deux faces : ce sont des scléroblastes, qui jouent un rôle fondamental dans la formation de l'écaille (Fig. I, A). A ce stade primordial, les écailles de Polyptère sont vaguement circulaires, planes et compactes ; elles présentent une certaine ressemblance avec les écailles cycloïdes des Téléostéens. L'accroissement de l'écaille s'effectue ensuite en épaisseur, d'une part vers l'extérieur, d'autre part vers l'intérieur.

Il apparaît d'abord à la surface externe de l'ébauche plane des sortes de bourrelets ou nervures, limitant des aréoles superficielles. Ces dernières communiquent entre elles et sont parcourues de capillaires sanguins. A un stade de développement un peu plus avancé, une nouvelle assise plane superficielle s'est formée par soudure des bords supérieurs des bourrelets. Il existe alors un système de lacunes, situé entre l'ébauche primordiale de l'écaille et la couche la plus

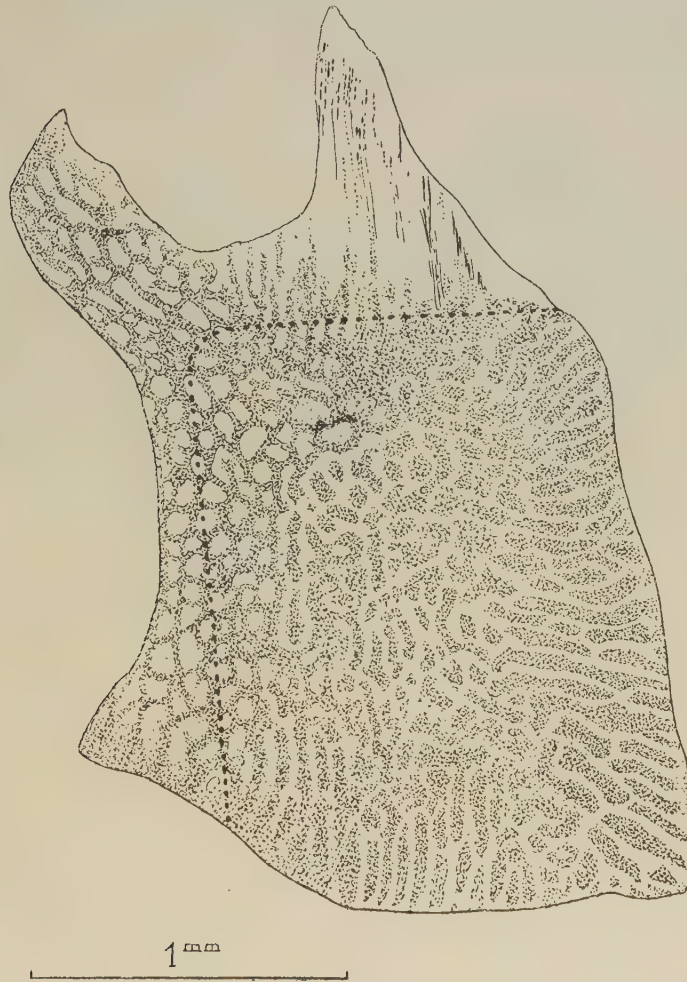


FIG. 2. — *Polypterus senegalus* 145 mm. Vue extérieure d'une écaille, observée par transparence. Les cavités vasculaires apparaissent en blanc. A gauche et au-dessus du trait pointillé, partie recouverte par les écailles adjacentes.

externe. Ce réseau, auquel nous donnerons le nom de réseau superficiel, communique en outre avec l'extérieur par des pores. Sa disposition topographique peut être étudiée en examinant par transparence une écaille jeune, décalcifiée, éclaircie au baume et colorée à l'hématoxyline. Les cellules mésenchymateuses et les scléroblastes dispersées dans les lacunes apparaissent alors sous forme de points, taches ou filaments noirs, alors que la substance compacte environnante prend

une teinte uniforme jaunâtre. Dans la partie antérieure de l'écaille, le réseau forme des mailles, à peu près régulières le long du bord, plus irrégulières vers le centre. Ces mailles communiquent entre elles par d'étroits pertuis. Dans la région postérieure, par contre, le réseau est constitué de canaux à peu près parallèles, de direction radiaire, et peu anastomosés entre eux (Fig. 2, et 3).

En même temps que se constitue le réseau superficiel, et par un processus analogue, mais cette fois au-dessous de l'ébauche primordiale, se développe une assise osseuse creusée de larges cavités irrégulières. Celles-ci, communiquant entre elles et avec la partie profonde du derme, forment un second réseau que nous appellerons réseau profond.



Fig. 3. — Détail de la base de l'apophyse rostro-antérieure de l'écaille représentée figure 2. En noir, cellules mésenchymateuses.

A ce stade (*P. senegalus* 93 mm. par exemple), l'écaille est donc constituée par une masse osseuse creusée de deux réseaux de lacunes superposées (Fig 1 B). Les parois de ces lacunes sont tapissées de cellules étoilées, dont les prolongements protoplasmiques pénètrent parfois par des canalicules dans la substance osseuse. Cette dernière contient en outre des ostéoblastes complètement isolés à l'intérieur de cavités cellulaires. La lumière des lacunes est occupée par des globules sanguins et des cellules mésenchymateuses. Au stade de 93 mm., on peut observer de plus un intéressant phénomène d'ostéoclasie, qui n'avait pas encore été décrit : le percement de canaux de communication entre le réseau superficiel et le réseau profond à travers la partie de l'écaille qui correspond à la première ébauche formée. La lumière des canaux est irrégulière, comme si l'attaque avait été plus poussée entre les lamelles osseuses parallèles au plan de l'écaille qu'au niveau de celles-ci (Fig. 4). La paroi est tapissée de cellules apparemment identiques à celles que l'on voit sur les parois des lacunes du réseau superficiel et du réseau profond, mais qui dans ce cas jouent le rôle d'ostéoclastes. Le mécanisme physiologique exact de la résorption osseuse est difficile à préciser, car la décalcification nécessaire pour pratiquer les coupes altère quelque peu les cellules et leurs différenciations cytoplasmiques.

Enfin, sur la partie externe de l'écaille non recouverte par les écailles adjacentes, est sécrétée une couche de ganoïne. Cette substance anhiste est complètement dissoute par les agents décalcifiants, de sorte qu'on ne peut l'observer directement sur les préparations histologiques. Toutefois, sa présence est indiquée sur les coupes par un espace vide entre l'épiderme et la lamelle osseuse qui recouvre le réseau superficiel. En réalité, il existe sous l'épiderme une assise monocellulaire qui doit être considérée comme responsable de la sécrétion de la ganoïne. Or il s'agit de cellules mésenchymateuses et non épidermiques. En effet, là où les écailles se recouvrent et où il ne se dépose pas de ganoïne, les cellules de l'assise en question se détachent de l'épiderme et s'enfoncent entre les écailles, où elles se confondent avec les scléroblastes du derme (Fig. 5). Il semble que le fait, pour ces cellules d'origine mésenchymateuse, de sécréter de la ganoïne soit lié au contact de l'épiderme. La ganoïne des Polyptéridés ne peut toutefois être considérée comme une production épidermique ; elle ne présente par suite aucune

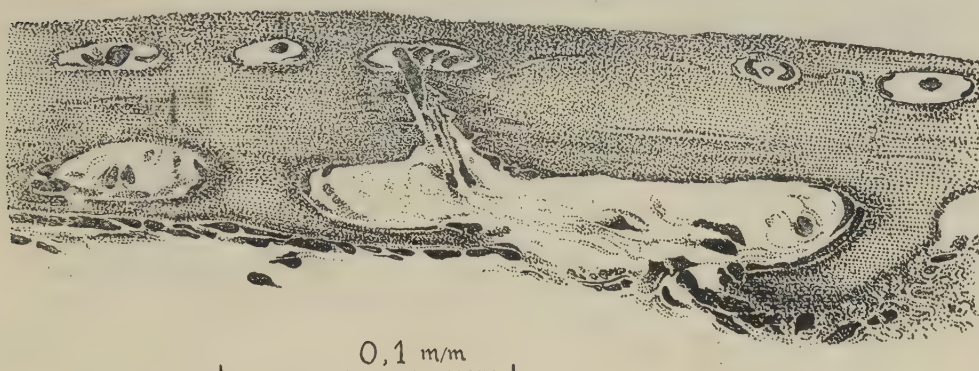


FIG. 4. — *Polypterus senegalus* 93 mm. Coupe transversale d'écaille.

On notera les cavités du réseau superficiel et du réseau profond, l'aspect caractéristique des canaux de communication secondairement creusés à travers l'écaille primordiale, ainsi que la disposition des cellules mésenchymateuses et des scléroblastes.

homologie avec l'émail des dents placoïdes. A cette conclusion était également arrivé SEWERTZOV (1932, p. 396).

La structure histologique des écailles de Polyptères adultes et âgés diffère sur certains points de celle qui vient d'être décrite et qui correspondait à un état juvénile. La ganoïne forme à la surface des écailles un revêtement continu, brillant, limité à la partie non recouverte par les écailles adjacentes, c'est-à-dire située directement sous l'épiderme. Sur des coupes polies par usure, elle apparaît constituée de lamelles anhistes superposées, nettement distincte de la substance osseuse sous-jacente. La couche de ganoïne est traversée par des canaux verticaux où passent des vaisseaux sanguins. Sur des coupes décalcifiées, la surface externe de la substance osseuse apparaît entaillée superficiellement par des encoches peu profondes, obliques et dirigées vers la périphérie de l'écaille. Ces encoches correspondent aux bords des lamelles de ganoïne superposées. Celles-ci recouvrent une surface d'autant plus étendue qu'elles sont plus superficielles, c'est-à-dire de formation plus récente. En outre, les canaux verticaux qui traversent la ganoïne sont souvent entourés de substance osseuse, de sorte que, à la surface des écailles décalcifiées, la disparition de la ganoïne laisse apparaître en relief des tubes creux qui n'ont rien à voir avec des denticules.

Au-dessous de la ganoïne, se trouve une couche très épaisse de dentine trabéculaire (cosmine, GOODRICH, 1907 b). Il s'agit de substance osseuse, contenant des

ostéoblastes, creusée de lacunes et de canaux d'où partent de fins canalicules ramifiés (Kosmin — ou Dentinröhrchen, SEWERTZOV, 1932). Canaux et lacunes forment un système de cavités vasculaires communiquant avec l'épiderme par les canaux verticaux qui traversent la ganoïne et avec la couche profonde du derme par les canaux qui traversent l'isopédine. La densité de ce réseau varie selon les écailles et les espèces. Il est beaucoup moins serré chez *Calamoichthys calabaricus* (Fig. 6) que chez les Polyptères dont j'ai examiné les écailles. Il est incontestable que ce système vasculaire représente le réseau superficiel et le réseau profond de l'écaille juvénile, mais profondément remaniés. J'ai décrit plus

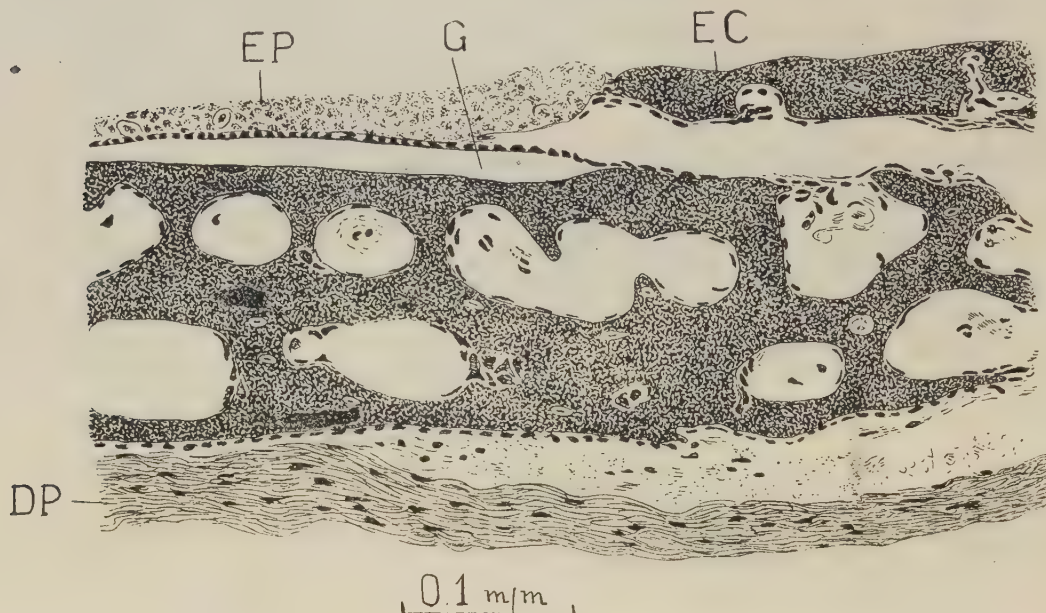


FIG. 5. — *Polypterus senegalus* 93 mm. Coupe transversale montrant la structure interne de l'écaille juvénile et la couche monocellulaire située entre l'épiderme et la ganoïne. A droite, cette couche de cellules se détache de la base de l'épiderme et passe entre les deux écailles superposées.

DP, couche profonde fibreuse du derme.

EC, écaille.

EP, épiderme.

G, ganoïne.

haut un phénomène typique d'ostéoclasie, dont le résultat au stade de 93 mm. est de faire communiquer les deux réseaux de lacunes superposés. Il est probable qu'aux stades ultérieurs, des phénomènes analogues se produisent encore, qui altèrent complètement l'ordonnance des lacunes de l'écaille juvénile. D'autre part, des ostéoblastes déposent de nouvelles couches de substance osseuse sur la paroi interne des lacunes. Celles-ci apparaissent alors sur les coupes, entourées d'assises concentriques, comme le montre la figure 7. On peut dans ce cas parler véritablement de canaux de Havers. Il semble bien que le revêtement interne des canaux qui traversent la ganoïne, dont l'existence a été précédemment signalée, soit dû à un dépôt secondaire de substance osseuse de nature analogue.

Les canalicules sont toujours d'observation difficile sur les coupes histologiques effectuées après décalcification. SEWERTZOV, qui les a étudiés avec soin sur des écailles de *P. delhezi*, a montré qu'ils constituent en fait des prolongements,

simples ou ramifiés et arborescents, de la lumière des lacunes. Ils ne présentent aucune relation avec les prolongements ramifiés de certaines cavités cellulaires qui peuvent se trouver dans leur voisinage immédiat. Ces canalicules présentent les plus grandes analogies avec les canalicules de la dentine des dents et des écailles placoides, mais sont dirigés en tous sens. En outre, la dentine véritable ne renferme jamais de cellules osseuses alors que la dentine trabéculaire des Polyptéridés en contient.

Au-dessous de la dentine trabéculaire, se trouve une assise d'épaisseur varia-

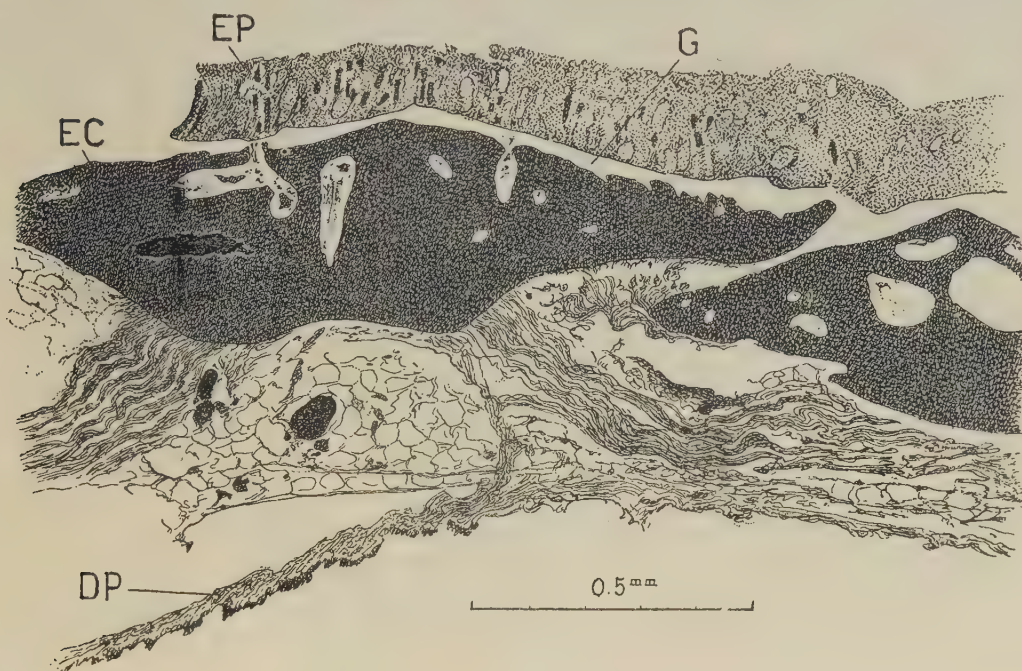


FIG. 6. — *Calamoichthys calabaricus* adulte.

EC, écailles.

EP, épiderme.

DP, couche profonde fibreuse du derme.

G, emplacement de la ganoïne.

ble formée d'une substance osseuse plus compacte que la précédente, et qui est à proprement parler de l'isopédine. Elle renferme en effet des ostéocytes et présente, en certains endroits, des fibres de Sharpey. Ces dernières sont particulièrement caractérisées dans la partie médiane et inférieurement renflée des écailles, sur laquelle viennent s'attacher les fibres conjonctives du derme. Les fibres de Sharpey résultent en fait de l'ossification directe d'un tissu conjonctif à structure déjà fibreuse. L'isopédine est également traversée de quelques canaux par lesquels les vaisseaux sanguins de la couche dermique profonde gagnent les cavités du centre de l'écaille. Ces canaux sont toujours de structure simple, non anastomosés en système de lacunes, et non entourés de lamelles osseuses concentriques. On ne peut donc leur appliquer le nom de canaux de Havers. Sur les écailles des individus de grande taille de *P. bichir lapradei* et *P. endlicheri endlicheri* que j'ai examinées, la structure de l'isopédine n'est pas homogène, mais présente des zones concentriques séparées par des bandes étroites (Fig. 8). Ces dernières sont plus claires sur les coupes polies, colorées ou non à l'alizarine, et plus foncées sur les

coupes histologiques colorées au Mallory. Elles doivent donc correspondre à une calcification moindre que le reste de l'écaille. L'isopédine ne se dépose pas d'une façon uniforme durant toute la vie de l'individu. Périodiquement, la calcification des couches nouvellement apposées à la base de l'écaille est perturbée ou suspendue. De telles variations dans le métabolisme du calcium sont fréquentes chez les Poissons. Elles sont liées aux périodes de « jeûne physiologique » (manque de nourriture, frai, migrations...) dont la répétition est saisonnière et le plus souvent annuelle. En ce qui concerne les Polyptéridés dont j'ai étudié les écailles et qui proviennent du delta central du Niger (Diafarabé, Soudan français), il existe un cycle biologique annuel à oppositions bien tranchées. La ponte a lieu au début de

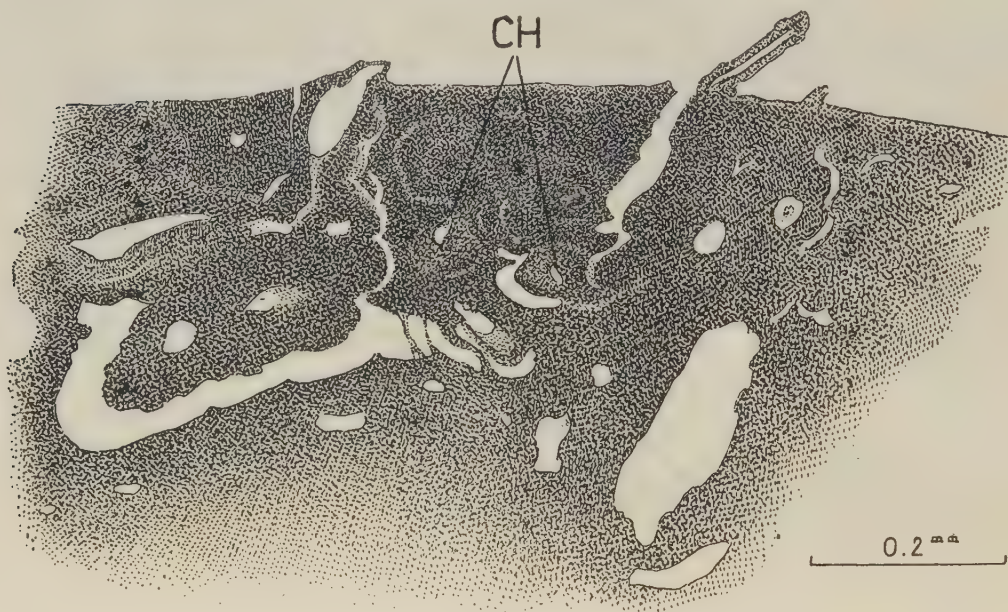


FIG. 7. — *Polypterus endlicheri endlicheri* adulte. Coupe transversale dans la partie superficielle d'une écaille décalcifiée. La couche de ganoïne a disparu. On remarquera la disposition irrégulière des cavités et des canaux, contrastant avec celle que l'on observe sur les écailles juvéniles, et résultant de remaniements osseux.

CH, canaux de Havers.

l'unique saison des pluies. La croissance est très rapide durant les premiers mois que les jeunes passent dans les « marigots » et la plaine inondée par la crue annuelle du Niger. Durant la saison sèche et chaude, les Polyptères se réfugient dans le lit mineur du fleuve, et la maturation des gonades s'effectue.

La première bande claire correspondrait à la première saison sèche. La partie de l'écaille située au-dessus se serait formée au cours de la période de croissance rapide qui permet aux *P. bichir lapradei* et *P. endlicheri endlicheri* d'atteindre en quelques mois une taille supérieure à 20 cm. En effet, au mois de novembre, soit quatre mois après la date présumée de ponte, la longueur standard de tous les individus juvéniles que j'ai observés était comprise entre 15 et 19 cm. La figure 8 représente une écaille de *P. bichir lapradei* de 38 cm. (âge présumé : trois ans). Sur des écailles d'un *P. bichir lapradei* de 60 cm. (taille voisine du maximum que j'ai observé pour cette espèce), j'ai pu compter 6 zones successives. Les dernières étaient d'ailleurs très resserrées et lisibles seulement en certaines parties des écailles. Que l'âge des Polyptères soit inscrit dans les écailles ne pré-

sente pas en soi un grand intérêt, car le fait est général chez les Poissons. Dans le cas des Polyptères, la nécessité, pour l'observer, de pratiquer des coupes en limite d'ailleurs les applications pratiques. Mais il est important de noter que la dentine trabéculaire est formée principalement durant la première année : c'est une formation de croissance rapide. Les années suivantes, c'est presque uniquement de l'isopédine qui se développe en couches concentriques.

Il nous reste à envisager les relations entre les écailles et les denticules cutanés qui ont été signalés par divers auteurs. Se référant à l'espèce *P. bichir bichir*, GOODRICH (1907 *b*, p. 292, fig. 264 et 1909, fig. 203) a décrit et figuré de petits tubercules pointus, disséminés sur toute la surface de l'écaille, ou plus souvent seulement sur son bord libre. Ils sont fixés à la couche osseuse sous-jacente, et leur cavité pulpaire se trouve dans le prolongement direct d'un canal vertical, exactement comme chez *Lepisosteus*. GOODRICH ajoute (1907 *b*, p. 763) : « On parle couramment des denticules sur les écailles de *Lepisosteus* et *Polypterus* comme de structures dégénérées, absentes chez l'adulte, excepté dans certaines

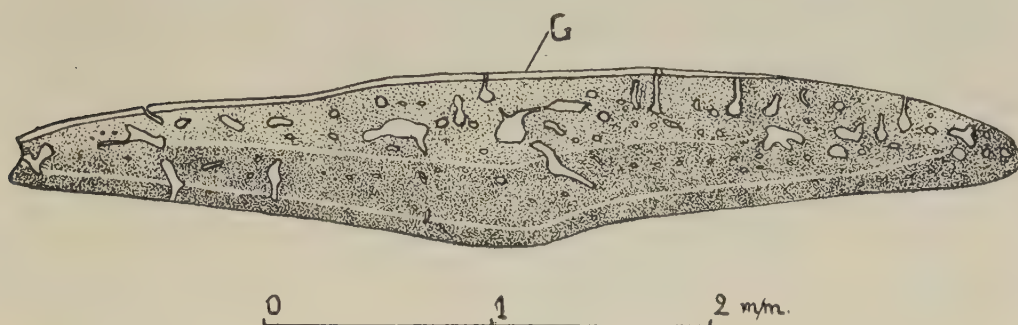


FIG. 8. — *Polypterus bichir lapradei* (Longueur standard 380 mm.). Coupe d'écaille polie par usure et colorée à l'alizarine. La substance osseuse est formée de trois assises concentriques superposées, séparées par deux bandes claires. L'animal serait dans sa troisième année.

G, ganoïne.

régions limitées. Mais il y a des raisons de croire que les denticules sont beaucoup plus abondants et régulièrement distribués qu'on ne le suppose ordinairement. On doit les trouver chez les spécimens adultes des deux genres, sur les écailles du tronc, où elles ont été protégées contre un traitement violent. Leur absence chez beaucoup de spécimens est due, en grande partie, sinon entièrement, à leur élimination par frottement. » Il semble au contraire que les denticules cutanés ne se développent jamais sur les écailles proprement dites. Je n'en ai pas trouvé sur les écailles des espèces dont je disposais, et POLL, qui a examiné les écailles d'un grand nombre de Polyptères, n'en mentionne pas non plus l'existence. En fait, HERTWIG, qui a le premier attiré l'attention sur ces denticules, les a trouvés seulement sur les petites plaques polygonales qui recouvrent la base de la nageoire pectorale, et sur les os dermiques de la ceinture, mais non sur les écailles du tronc (1879, p. 13, pl. I, fig. 8). Ces résultats concernant *P. bichir bichir* ont été d'autre part confirmés par RAUTHER (1940, p. 223 en note). SEWERTZOV, qui a systématiquement recherché sur *P. delhezi* les denticules cutanés, n'a jamais rencontré ces derniers sur les écailles typiques, mais seulement sur les arêtes des pinnules, et sur de petites plaques osseuses en forme de croissant situées entre les rayons dermiques de la nageoire pectorale ainsi que sur la face interne des pelviennes. Il a pu en suivre le développement et montrer qu'il s'agit de véritables dents placoides, composées d'un cône de dentine parcourue de canalicules typiques, recouvert d'un revêtement d'émail, et creusé d'une cavité pulpaire où

pénètre un capillaire sanguin. Ces denticules se développent dans la couche épidermique, indépendamment des écailles ou éléments osseux sous-jacents avec lesquels ils peuvent se fusionner plus tard par leur base. Ils sont homologues des dents qui garnissent les mâchoires des Polyptères et aussi des denticules des écailles de *Lepisosteus*. NICKERSON (1893) a en effet montré que ces derniers se développent de la même façon, indépendamment de l'écaille sous-jacente avec laquelle ils se fusionnent ensuite.

STROMER a décrit et figuré des écailles provenant des dépôts sédimentaires d'Égypte, qui, par leur structure, se rapprochent beaucoup de celles des Polyptères actuels. Une coupe transversale montre la constitution d'une écaille de l'Eocène du Fayoum (1936, p. 43, pl. I, fig. 8). Sous les lamelles de ganoïne qui recouvrent toute la surface externe, se trouve une assise très épaisse de dentine trabéculaire. Les lacunes et les canaux anastomosés entre eux et de largeur très variable, sont disposés irrégulièrement. De tous côtés en partent des canalicules ramifiés (Dentinröhren), mais il n'y a pas de cavités cellulaires. La coupe intéresse seulement le bord postérieur de l'écaille, de sorte que l'on ne peut voir ni les fibres de Sharpey, ni la couche interne. Dans cette dernière, STROMER suppose que la structure est beaucoup plus proche de celle de l'os que de celle de la dentine trabéculaire. Une autre coupe (*id.*, p. 42, pl. I, fig. 11) montre que la dentine trabéculaire passe à des couches osseuses concentriques et parallèles, traversées par des canaux principalement perpendiculaires, couches qui semblent se rapprocher beaucoup de l'isopédine. Tous ces caractères indiquent une ressemblance très étroite avec les écailles des Polyptères actuels. Toutefois certains détails qu'il est inutile d'analyser ici ne permettent pas de considérer ces poissons des dépôts sédimentaires d'Égypte comme appartenant aux genres *Polypterus* ou *Calamoichthys*. Les seuls restes connus étant des écailles, STROMER n'a pas cru devoir introduire à leur propos de dénominations spécifiques ni génériques : il les a simplement rapportés à la famille des *Polypteridae*, *genus* et *species indeterminata*.

Les fondements de nos connaissances actuelles sur les écailles des Poissons ont été posés par AGASSIZ dans ses « Recherches sur les Poissons fossiles » (1835), et par WILLIAMSON (1849). Mais c'est GOODRICH qui a le premier mis clairement en évidence la signification systématique de la structure des écailles, notamment en précisant les caractères qui opposent le type ganoïde au type cosmoïde. Le premier diffère radicalement du second « en ce qu'il croît en épaisseur par addition de nouvelles assises non seulement dessous, mais aussi sur la surface supérieure. En fait, des assises concentriques de substance nouvelle se déposent continuellement sur toute la surface. La partie la plus ancienne de l'écaille est par suite au centre » (1907 b, p. 757). Les écailles ganoïdes auxquelles se rattachent incontestablement celles des Polyptéridés, se rencontrent par ailleurs chez les Actinoptérygiens, sauf les Téléostéens modernes, alors que les écailles cosmoïdes caractérisent les Ostéolépides et les Dipneustes. On distingue trois sous-types d'écailles ganoïdes : chirolépidoïdes, palaeoniscoïdes et lépisostéoïdes. Ils diffèrent entre eux par leur structure et leur mode de développement. Il est nécessaire de donner ici quelques précisions sur chacun de ces sous-types et sur les relations qui existent entre eux. Leur étude conduit, en effet, à la distinction de groupes naturels dans l'ensemble des Actinoptérygiens. Elle présente, de ce fait, une grande importance pour la systématique et la recherche des affinités phylogénétiques des divers groupes.

A) *Écaille chirolépidoïde* (Fig. 9). — Elle est formée de trois couches superposées : 1) une couche interne d'isopédine en forme de cône aplati, dont la pointe représente la partie la plus ancienne de l'écaille. Cette couche osseuse, semée de cavités cellulaires, est composée d'assises concentriques superposées et présente des fibres de Sharpey. Elle est creusée d'un ou plusieurs canaux par lesquels les vaisseaux sanguins pénétraient jusqu'au sinus central ; 2) une couche moyenne de lamelles concentriques de cosmine. Chacune de ces lamelles est parcourue par

un canal annulaire, d'où rayonnent vers la surface externe de fins canalicules ramifiés. Ces canaux annulaires sont reliés entre eux par d'autres canaux radiaires issus du sinus central, de sorte que l'ensemble forme un réseau à peu près régulier situé dans un plan horizontal ; 3) une couche externe lamelleuse de ganoïne, sans aucun pore à la surface. Il n'y avait donc aucune communication entre les vaisseaux sanguins de l'intérieur de l'écaille et l'épiderme. En coupe verticale, les lamelles de ganoïne et celles de cosmine sont profondément imbriquées les unes dans les autres. On n'observe dans ces écailles aucune trace de résorption ni de remaniement osseux. Leur structure particulièrement simple indique clairement leur mode de formation et de croissance. Autour d'un vaisseau sanguin, s'ébauchait un tubercule conique d'isopédine coiffé d'un chapeau de cosmine. L'écaille juvénile était en somme un tubercule dermique, haut et élargi à la base, creusé en son centre d'un sinus et latéralement de canaux radiaires. Puis une

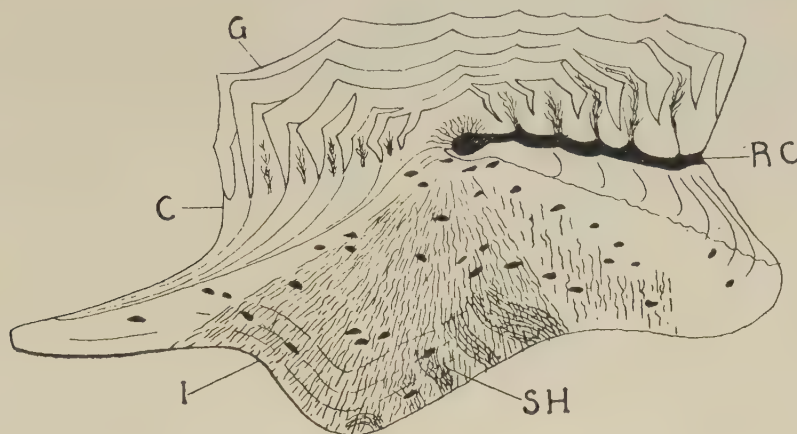


FIG. 9. — Coupe schématique d'une écaille de *Cheirolepis*
(d'après ALDINGER, 1937)

- C, cosmine.
- G, ganoïne.
- I, isopédine.
- RC, réseau de la cosmine.
- SH, fibres de Sharpey.

lamelle de ganoïne se déposait sur l'ensemble. La croissance s'effectuait par apposition de nouvelles couches d'isopédine, de cosmine et de ganoïne, en toutes directions.

Les écailles chirolépidoides sont toujours petites et rhombiques. On ne les connaît que dans la famille des *Cheirolepididae*, l'une des plus anciennes de l'ensemble des Actinoptérygiens, puisqu'elle est représentée par le seul genre *Cheirolepis* du Dévonien. Les *Cheirolepididae* ne peuvent être considérés comme les ancêtres des Palaeoniscoïdes. Ils appartiennent à une lignée détachée très tôt de la souche commune à tous les Actinoptérygiens, et d'ailleurs très tôt disparue. Or l'écaille chirolépidoides offre des analogies frappantes avec l'écaille des Acanthodien, notamment de *Cheiracanthus* (BROTZEN, 1934 ; ALDINGER, 1937, p. 373, fig. 105). Cette dernière se compose également de trois couches : 1) une couche osseuse interne, riche en fibres de Sharpey, semée de cavités cellulaires, et de forme générale conique ; 2) une couche lamelleuse moyenne d'acanthodine, substance qui ne semble pas différer de la cosmine. Chaque lamelle est parcourue par des canaux qui se ramifient vers l'extérieur, jusque dans la ganoïne ; 3) une couche externe lamelleuse de ganoïne. Cette écaille ne diffère de celle de

Cheirolepis que par l'absence de limite nette entre la couche moyenne et la couche externe, ainsi que par la disposition quelque peu différente des canaux et des canalicules dans la couche moyenne. Il convient cependant d'ajouter que les écailles d'*Acanthodes* décrites par GOODRICH (1907 b, p. 771, fig. 204) n'ont pas la même structure que celles de *Cheiracanthus*, car les couches concentriques d'isopédine ne présentent aucune cavité cellulaire et sont traversées de canaux ramifiés, exactement comme dans les écailles lépisostéoïdes. Pour ALDINGER, il n'y aurait aucune difficulté théorique à admettre que les écailles palaeoniscoïdes dérivent d'écailles de type Acanthodien. On peut se demander au contraire si les écailles de *Cheirolepis*, de *Cheiracanthus* et d'*Acanthodes*, ne représentent pas un ensemble de formes développées parallèlement, mais indépendamment de celles auxquelles correspondent les écailles palaeoniscoïdes et lépisostéoïdes.

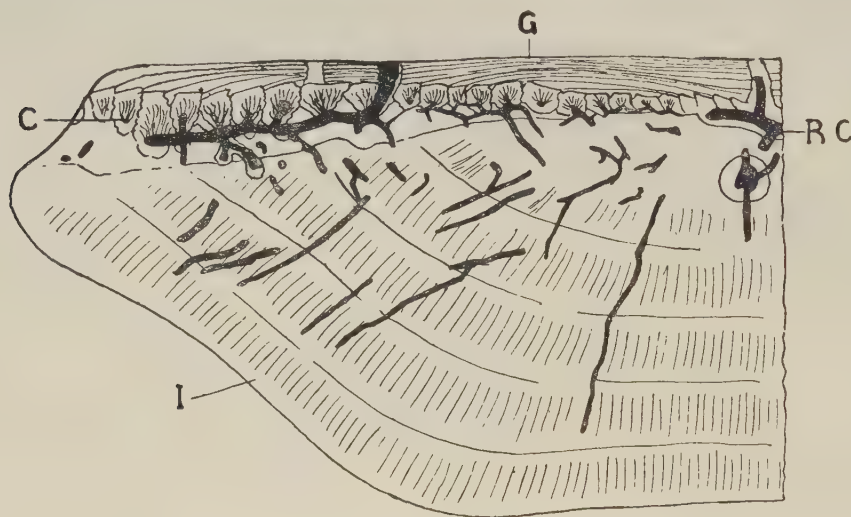


FIG. 10. — Coupe schématique d'une écaille de *Scanilepis*
(d'après ALDINGER, 1937)

C, cosmine.
G, ganoïne.
I, isopédine.
RC, réseau de la cosmine.

B) *Écaille palaeoniscoïde* (Fig. 10). — La structure de ce type d'écaille a été décrite par de nombreux auteurs et sur des espèces variées : *Palaeoniscus* (WILLIAMSON, 1849, p. 446, pl. XL, fig. 7), *Amblypterus* (*id.*, pl. XLI, fig. 8 ; SCUPIN, 1896, p. 157, pl. IX, fig. 3 a, b), *Eurynotus* (GOODRICH, 1907 b, p. 758, fig. 198), *Gonatodus* (*id.*, pl. XLV, fig. 15), *Haplolepis* (WESTOLL, 1944, p. 78, fig. 48). ALDINGER (1937) enfin a étudié systématiquement les écailles des genres suivants : *Elonichthys*, *Acropholis*, *Plegmolepis*, *Palaeoniscus*, *Boreolepis*, *Glaucolepis*, *Gonatodus*, *Amblypterus*, *Scanilepis*, *Ganolepis*, *Watsonichthys*, *Acrolepis*, *Reticulolepis*, *Hyllingea*, *Ptycholepis*, *Stegotrachelus*.

L'écaille palaeoniscoïde est formée de trois couches superposées : isopédine, cosmine et ganoïne. La couche interne lamelleuse d'isopédine présente des fibres de Sharpey, des cavités cellulaires et des canaux par lesquels des vaisseaux sanguins pénétraient jusqu'au réseau vasculaire de la cosmine. Ces canaux sont différemment répartis selon les espèces : seulement dans la partie caudale de l'écaille chez les formes les plus primitives, comme les *Elonichthyidae* et certains

Palaeoniscidae ; uniformément chez les formes plus évoluées. Les canaux de *Plegmolepis* sont parfois entourés de lamelles osseuses concentriques formant de véritables canaux de Havers (ALDINGER, 1937, p. 93, fig. 20 et 23). L'isopédine des *Palaeoniscoïdes* montre souvent des zones de croissance, notamment chez *Acropholis stensioei* (ALDINGER, 1937, p. 62, pl. X, fig. 2). Mais l'interprétation de ces zones ne peut guère être précisée pour des formes fossiles dont l'écologie et l'éthologie sont inconnues. Il n'est pas impossible que la périodicité qu'elles traversent ait été annuelle.

Le nom de cosmine a été proposé par WILLIAMSON (1849, p. 442) pour désigner la couche moyenne des écailles des *Palaeoniscidés*. Sa structure est différente de celle de l'os véritable (isopédine) et elle est toujours traversée de fins canalicules ramifiés. Généralement, ces canalicules, plus ou moins contournés en spirales, forment des arborisations touffues, partant des canaux principaux de la cosmine, et dirigés vers la surface externe de l'écaille. Toutefois, chez *Scanilepis*, certains canalicules sont dirigés horizontalement ou même vers l'intérieur (ALDINGER, 1937, p. 222, fig. 58 c). Lorsque la couche de cosmine est bien développée, elle se compose typiquement de nombreuses lamelles juxtaposées, concentriques et parallèles au contour périphérique de l'écaille. Superficiellement, ces lamelles sont séparées les unes des autres par des sillons peu profonds dans lesquels viennent s'insérer les bords des lamelles de ganoïne correspondantes. En coupe transversale, les lamelles de cosmine ont un contour rectangulaire ou triangulaire. Elles sont limitées entre elles et d'avec l'isopédine par des lignes irrégulièrement festonnées. ALDINGER en conclut que les surfaces de séparation ne sont pas des surfaces de croissance, mais de résorption. Le dépôt d'une lamelle de cosmine était précédé par la décalcification et la résorption du bord de la lamelle précédente, de la lamelle de ganoïne et de l'isopédine voisine. Chaque lamelle devait se déposer autour d'un vaisseau sanguin dont le trajet est indiqué par un canal (Längskanal) d'où rayonnent les canalicules de la cosmine. Selon les genres, ces canaux peuvent être segmentés en tronçons ou même complètement oblitérés. Ils sont en outre recoupés orthogonalement par d'autres canaux (Querkanäle), à peu près régulièrement espacés, et qui peuvent eux-mêmes être bien développés ou à divers stades de régression. Il existe donc dans la cosmine un réseau vasculaire horizontal, dont la disposition des mailles varie de genre à genre, comme l'a montré ALDINGER. Nous signalerons seulement que chez les *Elonichthyidés* et *Scanilepis* (Fig. 10), le centre du réseau est occupé par une lacune un peu plus spacieuse ou sinus, d'où rayonnent les canaux. Enfin, la cosmine de *Plegmolepis* montre des canaux de Havers typiques qui résultent certainement de remaniements osseux postérieurs au dépôt de la cosmine.

Une couche externe de lamelles de ganoïne, plane ou sculptée, recouvre les écailles *palaeoniscoïdes*. En général, ce revêtement est continu, mais chez les *Acrolépidés* et les *Boreolépidés*, il est réduit à des crêtes diagonales séparées par des bandes parallèles de cosmine. La ganoïne est le plus souvent percée de pores qui devaient livrer passage à des vaisseaux sanguins. Chez les *Elonichthyidés*, *Scanilepis* et les *Palaeoniscidés* s. str. les plus anciens, comme *Palaeoniscus*, les canaux qui traversent la ganoïne pour aboutir à des pores sont entourés de cosmine. Chez *Tarrasius*, il n'existe pas de pores (MOY-THOMAS, 1934, p. 373-374).

Aucun denticule cutané n'a jamais été observé sur les écailles *palaeoniscoïdes*. Toutefois, ALDINGER (1937, p. 215) s'est trouvé conduit à admettre qu'il en existait chez les *Elonichthyidés* et que les pores superficiels de l'écaille communiquaient avec les cavités pulpaire de ces denticules. Les pores débouchent en effet au fond de légères fossettes comme en laisse subsister la chute des denticules à la surface des écailles de *Lepisosteus*. Ceux des *Elonichthyidés* auraient disparu à la fossilisation ou, plus probablement, seraient tombés du vivant de l'animal. Il est cependant évident, et les *Polyptéridés* en fournissent un exemple, que des pores peuvent être parfaitement développés et nombreux à la surface de l'écaille sans que des denticules se développent dans l'épiderme.

C) *Écaille lépisostéoïde* (Fig. 11). — Elle est formée de deux couches seulement : 1) une couche lamelleuse interne d'isopédine, avec des fibres de Sharpey, traversée perpendiculairement aux lignes de croissance par des tubules ramifiés à leur extrémité, où pénètrent les prolongements protoplasmiques des cellules osseuses. Celles-ci, en effet, sont toujours à l'extérieur de la couche d'isopédine ; 2) une couche-lamelleuse externe de ganoïne. Chez *Lepisosteus*, il peut exister en outre quelques canaux plus fréquemment à la face interne qu'à la face externe, qui permettent à des vaisseaux sanguins de pénétrer à l'intérieur de l'écaille. La croissance s'effectue par dépôt simultané de lamelles parallèles de ganoïne et d'isopédine.

L'écaille lépisostéoïde dérive de l'écaille palaeoniscoïde par disparition de la couche de cosmine et de son réseau vasculaire, et par émigration des cellules

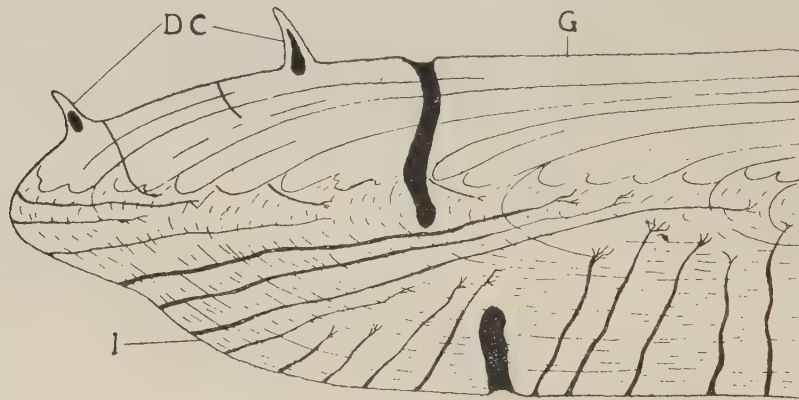


FIG. 11. — Coupe schématique d'une écaille de *Lepisosteus* (d'après GOODRICH, 1907)

DC, denticules cutanés.
G, ganoïne.
I, isopédine.

osseuses hors de la couche d'isopédine. La régression de la cosmine résulte d'une tendance évolutive générale chez les Actinoptérygiens primitifs, et qui s'est manifestée dans plusieurs lignées indépendantes. Dès le Dévonien, les écailles de *Rhadinichthys*, par ailleurs assez proches de celles d'*Elonichthys*, étaient dépourvues de cosmine (ALDINGER, 1937, p. 202). Dans la famille des Palaeoniscidés s. str. les espèces du Carbonifère ont une couche de cosmine typique, mais celle-ci fait défaut chez les genres plus récents, notamment *Gyrolepis*, du Trias (ALDINGER, 1937, p. 243, fig. 68 et 69) et *Oxygnathus*, du Lias inférieur (*id.*, p. 246).

Les véritables écailles lépisostéoïdes apparaissent au Trias avec les Subholostéens. Chez *Perleidus* et *Broughia*, on trouve encore des vestiges de la couche de cosmine, surtout dans la moitié postérieure de l'écaille, et des cellules osseuses dans l'isopédine (STENSIÖ, 1932, p. 223 et 282 ; ALDINGER, 1937, fig. 100). Les écailles des Holostéens sont en général du même type que celles de *Lepisosteus*.

Il n'est pas nécessaire d'insister sur le fait que les écailles de Polyptères se rapprochent beaucoup plus du sous-type palaeoniscoïde que des sous-types lépisostéoïde ou chirolépidoïde. La couche d'isopédine, formée de lamelles osseuses parallèles, semée de cavités cellulaires, présentant des fibres de Sharpey et traversée de canaux vasculaires, se retrouve chez tous les Palaeoniscoïdes. De même la couche lamelleuse de ganoïne, traversée de canaux verticaux revêtus intérieurement de substance osseuse et débouchant par des pores superficiels,

existe chez les *Elonichthyidés*, *Scanilepis*, *Palaeoniscus*, etc... La couche moyenne, décrite plus haut sous le nom de dentine trabéculaire, creusée de lacunes d'où partent de fins canalicules, est incontestablement très proche de la cosmine. Elle présente toutefois quelques particularités qui ne se retrouvent dans la cosmine d'aucun Actinoptérygien fossile.

L'épaisseur relative de la dentine trabéculaire est beaucoup plus importante que celle de la cosmine de n'importe quel *Palaeoniscoïde*. De plus, le système de canaux et de lacunes qui s'y trouve creusé est disposé sur plusieurs plans. Or ce caractère se retrouve seulement chez *Scanilepis*, dont les écailles sont par contre creusées de cavités moins nombreuses et moins vastes que celles de *Polypterus*. ALDINGER considère cette dernière différence comme peu importante, car de telles cavités n'existent pas ou sont faiblement développées à l'intérieur des écailles de *Calamoichthys*. En tout cas, le développement de la dentine trabéculaire s'effectue d'une façon différente de celle de la cosmine typique, telle qu'on la rencontre par exemple chez les *Elonichthyidés*. Aucune trace de résorption n'est visible, et les phénomènes d'ostéoclasie qui creusent des canaux de communication entre les lacunes primordiales, n'ont rien de commun avec la résorption périphérique qui, chez les *Palaeoniscoïdes*, précédait le dépôt d'une lamelle nouvelle de cosmine. D'autres particularités, signalées plus haut, doivent encore être rappelées ici : les canalicules de la dentine trabéculaire sont dirigés en tous sens (cf. *Scanilepis*); des remaniements osseux secondaires forment de véritables canaux de Havers (cf. *Plegmolepis*) ; enfin, il existe des cavités cellulaires dans la dentine trabéculaire, alors que la cosmine en est toujours dépourvue.

Ainsi donc, s'il apparaît fondé de rattacher les écailles des *Polyptéridés* au sous-type *palaeoniscoïde*, toutes réserves doivent être formulées quant aux conclusions d'ALDINGER (1937, p. 228-229), lorsque cet auteur déclare que *Scanilepis* est une forme de passage entre les *Elonichthyidés* et *Polypterus*, ou que les deux genres descendent d'un ancêtre commun.

D'ailleurs, quelle que soit la valeur du principe de corrélation, la structure des écailles, comme de tout autre organe considéré isolément, ne peut fournir une idée exacte de l'animal entier, ni de ses affinités. Nous verrons que certains caractères des *Polyptéridés* témoignent d'un degré d'évolution beaucoup plus avancé que ne le laisserait supposer l'examen des écailles.

NEUROCRANE

Bien que se développant à partir d'ébauches embryonnaires parfaitement distinctes (parachordaux, trabécules, arc occipital, capsules nasales et otiques), le neurocrâne doit être considéré comme un tout. C'est seulement pour des raisons de commodité d'exposition que nous nous référerons, le cas échéant, à la division classique en quatre régions : ethmoïdale, orbito-temporale, otique et occipitale.

Malgré l'absence de preuve expérimentale directe, il est clair que la disposition des cartilages du neurocrâne dépend en grande partie de celle des organes nerveux et sensoriels : encéphale, sac nasal, œil et labyrinthe. Ces derniers apparaissent en effet dès le début de l'organogénèse de la région céphalique : ils sont d'abord entourés de tissu conjonctif. Les ébauches squelettiques apparaissent plus tard : elles forment une enveloppe destinée à assurer la protection et le soutien du cerveau, des sacs olfactifs, des yeux et du labyrinthe membraneux, organes essentiellement délicats et fragiles, dont la forme et le volume commandent, en dernière analyse, l'architecture du crâne et lui imposent son type morphologique. Les nerfs crâniens, et aussi, bien qu'à un moindre degré, les artères et les veines, jouent également un rôle à cet égard. Par contre, la musculature ne semble avoir qu'une action secondaire, limitée à la différenciation de fossettes d'insertion ou de crêtes à la surface externe des os crâniens.

Il est utile et parfois indispensable pour l'interprétation correcte des structures crâniennes de connaître leur mode de formation à partir des ébauches mésenchymateuses et procartilagineuses. Or, à cet égard, le chondrocrâne des *Polyptéridés* est encore imparfaitement connu. Les premiers stades de *P. senegalus* (6,75 mm., 8 mm. et 9,3 mm.) ont été décrits par KERR (1907), MOY-THOMAS (1933 a) et DE BEËR (1937). Une lacune relativement considérable sépare ces stades du *P. senegalus* de 24 mm. étudié par PERRSON (1947). Au delà de ces formes embryonnaires auxquelles il faut ajouter le *P. senegalus* de 30 mm. décrit par BUDGETT (1902), MOY-THOMAS (1933 a) et DE BEËR (1937), le développement du neurocrâne a pu être suivi jusqu'à l'état adulte. Mais, depuis les travaux de TRAQUAIR (1871), BRIDGE (1890) et POLLARD (1892), les seules études morphologiques portant sur l'ensemble du neurocrâne sont celles de LEHN (1918, *P. senegalus* 76 mm.), ALLIS (1922, *P. senegalus* 75 mm., *P. bichir* et *P. ornatipinnis* adultes) et HOLMGREN et STENSIÖ (1936, *P. bichir* (?) 45 mm., 125 mm. et adultes).

Notre seul but étant de comparer le crâne des *Polyptéridés* à celui des *Actinoptérygiens*, il n'est aucunement nécessaire de passer en revue toutes les structures crâniennes, travail qui, du point de vue purement descriptif, a été fait par ALLIS d'une façon excellente. Nous chercherons plutôt à grouper les faits essentiels autour de quelques problèmes de morphologie générale qui feront l'objet des paragraphes suivants :

- I. — Degré d'ossification du neurocrâne.
- II. — Voûte du neurocrâne.
- III. — Région ethmoïdale et myodome antérieur.
- IV. — Fosse hypophysaire et myodome postérieur.
- V. — Cavité faciale et canal jugulaire.
- VI. — Labyrinthe et fosse de Bridge.
- VII. — Relations entre les artères et le neurocrâne.
- VIII. — Région occipitale et joint crânio-vertébral.
- IX. — Parasphénoïde.

I. Degré d'ossification du neurocrâne

L'histoire du neurocrâne est l'un des exemples les plus classiques invoqués à l'appui de la théorie générale de la régression du tissu osseux chez les Vertébrés inférieurs, telle qu'elle a été formulée par STENSIÖ (1921) et PIVETEAU (1934 a). Les faits sont particulièrement significatifs lorsque l'on compare, par exemple, les Palaeoniscoïdes du Carbonifère, à crâne ossifié d'une seule pièce, comme les Palaeoniscoides A et B du Kansas, avec les Palaeoniscoïdes plus récents du Trias, à crâne en partie cartilagineux, comme *Birgeria* et *Acrohabdus*. Egalemeut démonstratif est le rapprochement des Perléidés, Ospiidés et Parasémionotidés du Trias, à crâne ossifié d'une seule pièce, et des Lepidotidés et Pachycormidés du Jurassique, ou des Téléostéens actuels, dont le crâne se compose d'un grand nombre d'os. On pourrait objecter, il est vrai, qu'il n'a jamais été prouvé que ces différents groupes descendent effectivement les uns des autres, bien qu'ils correspondent, par l'ensemble de leur organisation, à des stades successifs d'évolution. D'autres exemples, de portée plus restreinte, sont à l'abri d'une telle critique. Parmi les Saurichthyidés, les espèces du Trias inférieur ont un neurocrâne presque complètement ossifié d'une seule pièce, sans trace de sutures, alors que le crâne des espèces du Lias est en grande partie cartilagineux. De même le crâne de *Sinamia*, du Crétacé inférieur, est plus ossifié que celui d'*Amia*, des eaux douces actuelles.

La structure osseuse du neurocrâne a été étudiée chez *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 18), *Boreosomus* (*id.*, p. 285), *Acropholis* (ALDINGER, 1937, p. 38), *Birgeria* (STENSIÖ, 1921, p. 152-153), *Saurichthys* (STENSIÖ, 1925, p. 133-134), *Perleidus*, *Ospia* et *Broughia* (STENSIÖ, 1932, p. 188, 228 et 269). Le tissu osseux est formé d'une masse enchondrale spongieuse, limitée sur toutes ses faces, ainsi que sur le pourtour des cavités et canaux, par de minces assises lamelleuses péri-chondrales. Il n'y a jamais trace de centre d'ossification, ni de structure rayonnante, comme on en observe dans les os dermiques.

Le développement d'un neurocrâne primitif de ce type a été examiné par NIELSEN. Le crâne des jeunes spécimens de *Boreosomus* et de *Glaucolepis* n'était pas ossifié, c'est-à-dire qu'il passait par un stade embryonnaire cartilagineux. L'ossification débutait tardivement, et l'examen d'individus de tailles différentes appartenant au genre *Glaucolepis* montre qu'elle se développait autour d'un certain nombre de centres pairs ou impairs. Les zones osseuses ainsi formées s'étendaient ensuite et se fusionnaient les unes aux autres, à tel point qu'il ne subsistait plus aucune trace de leur origine indépendante sur les crânes adultes. L'ossification ne s'achevait donc pas avant que la taille définitive ait été atteinte ou presque. Contrairement au cartilage qui peut se développer en tous sens, l'os ne peut s'accroître en effet que superficiellement en épaisseur. A partir du moment où les diverses parties de la boîte osseuse renfermant l'encéphale se trouvaient soudées les unes aux autres, la croissance de la région céphalique se trouvait pratiquement inhibée. Il est vraisemblable que pour la majorité des Palaeoniscoïdes l'ossification du neurocrâne s'effectuait de la même façon que chez *Glaucolepis*.

Il convient de noter, dès à présent, qu'un os de cartilage ne peut être défini formellement par un critère embryologique comme dérivant d'un centre unique d'ossification. Chez les formes fossiles primitives, la fusion de plusieurs aires osseuses apparues indépendamment au cours de l'ontogénèse, pour former une ossification unique sans trace de suture, était générale. Il est rarement possible d'effectuer, sur des formes fossiles, la recherche des centres d'ossification embryonnaires. Mais sur les formes actuelles dont tous les stades ontogénétiques sont, ou peuvent être, décrits, il serait injustifié de croire que l'existence de deux ou plusieurs centres indique la soudure au cours du développement phylétique d'au-

tant d'os primitivement autonomes. C'est un exemple d'erreurs auxquelles peut conduire une application hâtive et inconsidérée de la loi biogénétique fondamentale.

Le neurocrâne de *Glaucolepis* est moins ossifié que ceux des Palaeoniscidés A et B, mais il présente avec ceux-ci une ressemblance considérable. NIELSEN (1942) a pu mettre en évidence les stades successifs suivants : 1) stade embryonnaire entièrement cartilagineux ; 2) stade intermédiaire, avec dans l'endocrâne cartilagineux plusieurs petites ossifications paires ou impaires, dont le nombre et l'étendue ne peuvent être déterminés avec exactitude. Cependant, sur le spécimen n° 1 de *Glaucolepis magna* (1942, p. 91, pl. VIII, fig. 1), on peut distinguer : une

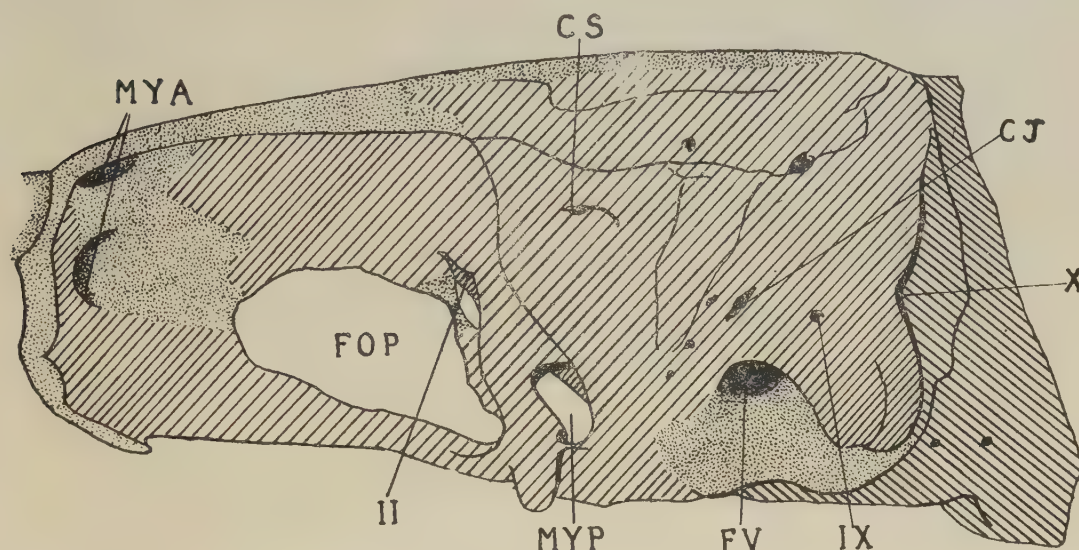


FIG. 12. — *Glaucolepis stensiöi*. Restauration du neurocrâne (d'après NIELSEN, 1942).
Les parties cartilagineuses sont pointillées, les ossifications hachurées.

- CJ, ouverture postérieure du canal jugulaire.
- CS, canal spiraculaire.
- FOP, fenêtre optique.
- FV, fontanelle vestibulaire.
- MYA, myodome antérieur.
- MYP, myodome postérieur.
- II, foramen opticum.
- IX, foramen du nerf glossopharyngien.
- X, foramen du nerf vague dans le sillon occipital.

ossification dans la crête latérale, formant la voûte supérieure de l'orbite, de chaque côté de la fontanelle supracrâniale ; une autre ossification paire, couvrant la partie postéro-inférieure de l'orbite et la paroi latérale de la région située au-dessus du myodome ; une ossification dans l'apophyse postorbitaire ; enfin, une ossification impaire s'étendant à toute la région occipitale ; 3) stade définitif adulte (Fig. 12), à deux ossifications indépendantes. L'antérieure comprend la région ethmoïdale, la région orbito-temporale et la région otique, sauf la partie ventro-postérieure de cette dernière. La postérieure comprend la région occipitale et la partie ventro-postérieure de la région otique. Cette seconde ossification est complètement séparée de la première, même chez les individus les mieux ossifiés. Souvent, par suite des conditions de fossilisation, il arrive que les deux

parties osseuses du neurocrâne soient trouvées éloignées l'une de l'autre, ou que l'une d'elles ait disparu. Sur le vivant, elles étaient réunies ventralement par un joint cartilagineux qui occupait la cavité décrite sous le nom de *fissura otica ventralis*, et la partie ventrale de la fontanelle vestibulaire, dont les parois ne sont pas limitées par une couche osseuse périchondrale. Le reste de l'espace compris entre les deux parties osseuses du neurocrâne, c'est-à-dire la partie dorsale de la fontanelle vestibulaire, le sillon occipital et la fontanelle dorsale postérieure, était vraisemblablement obturé par une membrane, car les os y sont limités par un revêtement périchondral. Le premier stade dans la régression de l'ossification du neurocrâne des Actinoptérygiens consiste donc dans l'individualisation à l'état adulte d'un occipital impair.

Le crâne de *Birgeria*, dont jusqu'à présent seules les régions orbito-temporale et otique ont été décrites, est encore moins ossifié. Les os suivants ont été identifiés : un sphénoïde impair constituant la plus grande partie de la région comprise entre l'extrémité antérieure de l'orbite et le *foramen trigeminum* ; seules les parties antéro-ventrale, dorso-latérale et dorsale de cette région étaient cartilagineuses ou membraneuses. Un autosphénotique distinct formant l'apophyse postorbitaire. Enfin, une ossification otique impaire constituant une partie importante du labyrinthe et entourant le canal du glossopharyngien. Toujours parmi les Palaeoniscoides, WATSON (1928, p. 49-55) a décrit un neurocrâne de *Cosmoptychius* du Carbonifère supérieur, encore moins ossifié que celui de *Birgeria*. Mais, comme il s'agit probablement d'un individu jeune, il est possible que les os aient été plus développés à l'état adulte, ou que certains aient été fusionnés. Quoi qu'il en soit, on trouve sur le spécimen étudié : un occipital impair, un otique pair, formant la partie postérieure du labyrinthe, un autosphénotique et un basisphénoïde impair dans la région du myodome. La région antérieure du crâne n'est pas conservée.

Le neurocrâne des Polyptéridés, qui reste en partie cartilagineux chez l'adulte, comporte cinq ossifications : un ectethmoïde pair, un sphénoïde impair, un autosphénotique pair, un otique pair et un occipital impair. L'occipital est déjà développé au stade de 24 mm. (Fig. 13). Il correspond à l'os de même nom situé en arrière du canal du nerf vague chez *Glaucolepis* et *Cosmoptychius*. L'otique pair des Polyptéridés apparaît tardivement. Au stade de 46 mm., je n'en ai pas trouvé trace. ALLIS (1922) le signale à 75 mm. et PEARSON (1947) à 76 mm. (Fig. 14). La première ébauche de cet os est une mince plaque osseuse périchondrale recouvrant l'extrémité caudale de la capsule otique, dans laquelle est logée la partie verticale du canal semi-circulaire postérieur. C'est seulement aux stades ultérieurs du développement que l'otique acquiert l'extension qu'il présente chez l'adulte. L'ossification originellement périchondrale s'étend jusque dans le tissu conjonctif environnant, et c'est ainsi que l'apophyse caudale de l'os est d'origine membraneuse. Mais il est impossible de distinguer plusieurs composants ou centres d'ossification distincts. L'otique des Polyptéridés correspond assez exactement à celui de *Cosmoptychius* dont la région otique est nettement moins ossifiée que celle de *Birgeria*. L'autosphénotique qui résulte de l'ossification de l'apophyse postorbitaire, apparaît chez *Polypterus* au stade de 37 mm. (PEARSON, 1947, p. 404, fig. 3). Il se soude d'ailleurs presque aussitôt au dermosphénotique. *Birgeria* et *Cosmoptychius* possédaient un autosphénotique ; les jeunes *Glaucolepis* également, mais chez ces derniers il se soudait à l'ossification générale du crâne à l'état adulte.

Le sphénoïde impair des Polyptéridés résulte de la soudure de deux ébauches latérales qui apparaissent au stade de 24 mm. (Fig. 13), juste devant le foramen commun pour le nerf profond et le nerf oculo-moteur, c'est-à-dire dans la *pila metoptica*. Elles se développent à la fois vers l'avant comme ossifications de membrane et vers l'arrière comme ossifications périchondrales. Sur *P. bichir bichir*, ALLIS (1922, p. 229-230) a décrit et représenté deux petits os latéraux, entre l'ectethmoïde et le sphénoïde. Le supérieur est situé en arrière du canal préorbitaire ; l'inférieur en avant du canal pour l'artère orbito-nasale (canal orbito-nasal,

HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, p. 387, fig. 294). ALLIS rattache ces deux éléments à l'ectethmoïde, et il ajoute : « Sur les spécimens de TRAQUAIR, les trois os sont apparemment fusionnés en un seul ». Or, sur les crânes de Polyptères adultes que j'ai examinés, je n'ai pu déceler trace des deux os en question. Le sphénoïde s'étend jusqu'au canal préorbitaire, et inférieurement il dépasse vers l'avant le canal signalé plus haut. Le sphénoïde occupe donc le territoire recouvert sur l'exemplaire d'ALLIS par le sphénoïde et les deux os qui lui sont antérieurs.

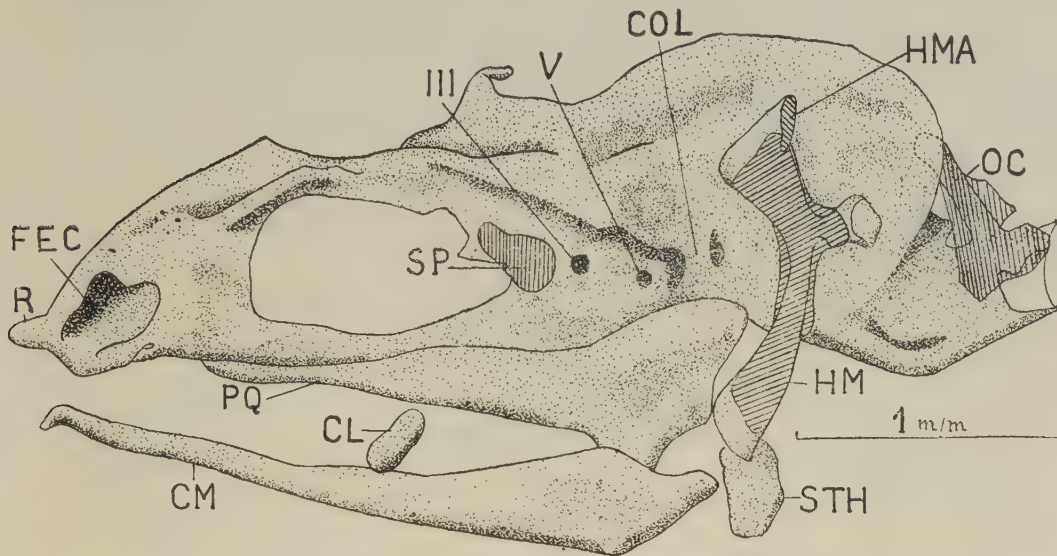


FIG. 13. — *Polypterus senegalus* 24 mm. Neurocrâne au début de l'ossification (d'après PEHRSON, 1947). Les parties cartilagineuses sont pointillées, les ossifications hachurées.

- CL, cartilage labial.
- CM, cartilage de Meckel.
- COL, commissure latérale.
- FEC, *fenestra endonarina communis*.
- HM, hyomandibulaire.
- HMA, hyomandibulaire accessoire.
- OC, occipital.
- PQ, palato-carré.
- R, rostre.
- SP, sphénoïde.
- STH, stylohyal.
- III, *foramen* du nerf oculomoteur.
- V, *foramen trigeminum*.

Ceux-ci doivent donc être rattachés au sphénoïde et non à l'ectethmoïde. C'est également la conclusion qui découle des observations de HOLMGREN et STENSIÖ (1936, p. 389) sur un Polyptère de 125 mm. : « Les deux plaques osseuses qui représentent les deux os ectethmoïdes postérieurs d'ALLIS sont nettement séparées l'une de l'autre vers l'avant, mais vers l'arrière toutes deux passent dans le sphénoïde », dont elles ne sont pas séparées.

Le sphénoïde impair des Polyptéridés est à peine plus étendu que celui de *Birgeria*. Comme nous l'avons dit, il résulte de la fusion de deux ébauches symé-

triques. Les centres d'ossification dans la région orbito-temporale de *Glaucolepis* étaient également pairs, mais il en existait plusieurs de chaque côté.

L'ectethmoïde des Polyptéridés est une ossification périchondrale de la paroi postnasale qui n'apparaît pas avant le stade de 76 mm. (Fig. 14). La région

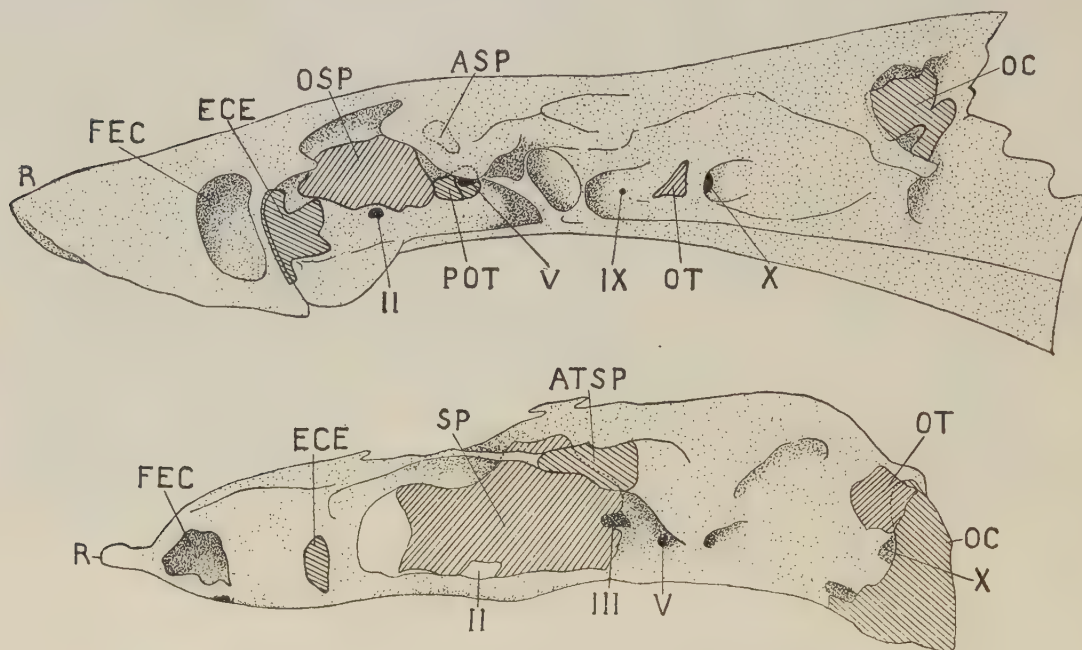


FIG. 14. — Neurocrâne d'*Acipenser gyldenstaedti*, en haut (d'après HOLMGREN et STENSIÖ, 1936), et de *Polypterus senegalus* 76 mm., en bas (d'après PEHRSON, 1947). Les parties cartilagineuses sont pointillées, les ossifications hachurées. Au stade de 76 mm., le prootique de *Polypterus*, qui était visible à 37 mm., a disparu.

- ASP, alisphénoïde.
- ATSP, autosphénotique.
- ECE, ectethmoïde.
- FEC, *fenestra endonarina communis*.
- OC, occipital.
- OSP, orbitosphénoïde.
- OT, otique.
- POT, prootique.
- R, rostre.
- SP, sphénoïde.
- II, *foramen opticum*.
- III, *foramen* du nerf oculomoteur.
- V, *foramen trigeminum*.
- IX, *foramen* du nerf glossopharyngien.
- X, *foramen* du nerf vague.

ethmoïdale de *Birgeria* et de *Cosmoptychius* n'est pas connue. Mais le fait que l'on retrouve sur les Acipenséridés un ectethmoïde homologue de celui des Polyptéridés laisse supposer que la présence de cet os est un caractère primitif. En résumé, les Polyptéridés et les Palaeoniscoides du Carbonifère supérieur et du Trias comme *Birgeria* ou *Cosmoptychius* présentent une ressemblance assez précise au point de vue du degré d'ossification.

Les Acipensérîdés et les Polyodontidés possèdent un crâne presque entièrement cartilagineux. Le cas de ces Poissons est d'autant plus intéressant qu'ils ont été précédés par des formes fossiles, comme les Chondrostéidés du Lias, dont l'endosquelette était faiblement ossifié et comparable à cet égard à celui des formes modernes. La régression de l'ossification est donc, dans ce groupe, un phénomène ancien, datant de la fin du Primaire ou du début du Secondaire. Il est indiscutable que ces Chondrostéens s. str. doivent être rattachés aux Actinoptérygiens primitifs. Leur ressemblance avec les Sélaciens, proclamée par SEWERTZOV (1923, 1931) est purement superficielle et secondaire (cf. STENSIÖ, 1932, p. 75-96). Or, parmi les Palaeoniscoïdes, le seul genre qui semble pouvoir leur être apparenté est précisément le genre *Birgeria*, mentionné plus haut. Ce dernier diffère assez des autres Palaeoniscoïdes. Il mériterait peut-être d'en être détaché, et d'être considéré, sinon comme l'ancêtre des Acipensérîdés, du moins comme un proche parent de la souche de ces derniers. Toutes ces formes, et celles qui leur sont affines, se seraient détachées dès le Carbonifère de la souche Palaeoniscoïde commune à tous les Actinoptérygiens.

Selon HOLMGREN et STENSIÖ (1936), le neurocrâne d'*Acipenser* comporte au maximum six ossifications (Fig. 14). Un ectethmoïde, homologue de celui des Polyptéridés, forme la paroi antérieure de l'orbite. Au-dessus du *foramen opticum* se trouve un orbito-sphénoïde pair qui atteint presque l'ectethmoïde vers l'avant, mais ne s'étend pas vers l'arrière jusqu'au canal du nerf oculo-moteur. Cet os est accompagné d'un alisphénoïde (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936 ; pleuro-sphénoïde, DE BEER, 1937) de petite taille dans la paroi postérieure de l'orbite. Il existe un prootique, qui, selon les individus, forme soit le bord postérieur, soit le bord antérieur du *foramen trigeminum*. PEHRSON (1947, p. 405, fig. 3) a précisément décrit sur un *Polypterus* de 37 mm. un épaississement de la lamelle péri-chondrale autour du bord postérieur du *foramen trigeminum*. Cette ébauche d'ossification a été retrouvée également par HOLMGREN sur un *Polypterus bichir iapradei* de 30 mm. Elle disparaît peu de temps après s'être formée. Je n'en ai pas retrouvé trace sur *P. senegalus* au stade de 46 mm. Ce rudiment d'existence transitoire au cours de l'ontogénèse peut être interprété selon PEHRSON « soit comme les restes d'un os indépendant, existant auparavant, soit, plus probablement, comme un vestige d'un endocrâne primitivement ossifié d'une façon uniforme comme chez les Palaeoniscidés ». Il y a certainement homologie entre ce prootique et celui d'*Acipenser*. L'orbitosphénoïde et l'alisphénoïde d'*Acipenser* correspondraient au sphénoïde de *Polypterus*. *Acipenser* ne possède pas d'auto-sphénotique. Dans la paroi latérale de la capsule otique, on trouve une petite ossification entre le canal du glossopharyngien et le canal du vague, correspondant à un otique (opisthotique, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936). Enfin, il existe un occipital impair, formé de deux parties latérales, réunies médianement à la base de la crête occipitale.

A l'exception de l'auto-sphénotique qui a complètement disparu, on retrouve donc dans le neurocrâne des Acipensérîdés les mêmes éléments que dans celui des Polyptéridés, à savoir : un ectethmoïde, un sphénoïde (orbitosphénoïde + alisphénoïde), un prootique, un otique et un occipital. Chez les Acipensérîdés, non seulement les ossifications sont très peu étendues, mais de plus certains centres n'apparaissent que sur les crânes d'individus adultes, ayant atteint une certaine taille. Un tel processus de régression du tissu osseux et de retardement dans l'ontogénèse évoque un cas de néoténie. Il a pour contre-partie une hypertrophie du cartilage qui finit par former un neurocrâne massif et épais. C'est ainsi que certains os de membrane, notamment l'extrémité postérieure du prévomere et l'extrémité antérieure du parasphénoïde peuvent être entourés et recouverts complètement de cartilage (DE BEER, 1937, p. 94).

Dans l'ensemble Holostéens-Téléostéens, la régression osseuse a abouti bien moins à une diminution globale de la substance osseuse par rapport au cartilage qu'à un morcellement des ossifications en éléments indépendants, se formant chacun autour d'un centre pair ou impair. Sans aborder les problèmes soulevés par

l'identification de ces os du crâne chez les Actinoptérygiens évolués, disons seulement qu'ils sont plus nombreux que chez *Polypterus* et *Acipenser*. On trouve en général : un ectethmoïde et un préethmoïde dans la région ethmoïdale ; un orbitosphénoïde, un alisphénoïde et un basisphénoïde dans la région orbito-temporale ; un autosphénotique, un ptérotique, un épiotique et un intercalaire dans la région otique ; un basioccipital et un occipital latéral dans la région occipitale. Par suite d'un phénomène d'accélération embryologique, ces os se développent à un stade relativement précoce de l'ontogénèse, mais ils ne se fusionnent pas entre eux. Restant séparés les uns des autres par des zones cartilagineuses ou membraneuses, ils ne s'opposent pas à la croissance ultérieure du crâne et peuvent eux-mêmes s'accroître progressivement à la périphérie.

On distingue souvent, dans le neurocrâne, des os de membrane et des os de cartilage. Les premiers se substituent, au cours de l'ontogénèse, à un cartilage, non pas par transformation directe de celui-ci en os, processus dont la réalité n'a jamais été mise en évidence d'une façon certaine, mais par envahissement et remplacement par le tissu osseux du tissu cartilagineux qui se résorbe. Le centre d'ossification apparaît à la surface du cartilage et s'étend sous forme d'une lamelle osseuse périchondrale. Au contraire, les os dits de membrane se forment à l'intérieur d'un tissu conjonctif de nature spéciale, par ossification directe de celui-ci, en l'absence de tout cartilage. L'étude de ces deux catégories d'ossification et de leur signification évolutive a suscité de belles recherches d'Anatomie comparée. Nous en rappellerons ici quelques-unes, parmi celles qui concernent plus spécialement les Poissons.

KÖLLIKER (1849) regardait comme fondamentale la distinction entre les os de cartilage et les os de membrane qu'il qualifiait respectivement de primaires et secondaires. MÜLLER (1858), par contre, montrait que pour les uns et les autres, les processus de différenciation histologique et les ostéoblastes mis en jeu étaient identiques. HUXLEY (1864), examinant la distinction entre les os qui se développent en relation avec le *périchondrium* et indépendamment de ce dernier, concluait : « Il est hautement probable que, dans la série des Vertébrés, certains os sont toujours, en ce qui concerne leur origine, des os de cartilage, tandis que certains autres sont toujours des os de membrane. » Il posait cependant, sans le résoudre, le problème suivant : « Si un os de membrane est trouvé dans la position ordinairement occupée par un os de cartilage, doit-on le regarder simplement comme l'analogue et non l'homologue de ce dernier ? » Les travaux de GEGENBAUR (1864, 1867) apportent une importante contribution à cette question des os de cartilage (autostoses, PARKER, 1870) et des os de membrane (allostoses, parostoses, PARKER, 1870, p. 756). Il observe d'abord que les os de cartilage apparaissent, au cours de l'ontogénèse et de la phylogénèse, sous la forme de lamelles périchondrales, qui, bien que subpérichondrales en position, recouvrent cependant le cartilage en laissant ce dernier plus ou moins intact (ectostoses, PARKER, 1870). Plus tard, des ossifications endochondrales peuvent se développer (endostoses, PARKER, 1870). Toutefois, ces deux types d'ossification ne diffèrent par aucun caractère fondamental, et GEGENBAUR les considère comme des stades successifs de l'ossification. Par suite, la qualification de primaire se rapporterait à l'ossification périchondrale, et celle de secondaire à l'ossification endochondrale, contrairement aux vues de KÖLLIKER, qui regardait comme primaires les os de cartilage, en raison de leur connexion avec le neurocrâne primordial ou chondrocrâne. Quant aux os de membrane, GEGENBAUR, à la suite de LEYDIG (1854) et HUXLEY (1864), les regarde comme des ossifications primitivement dermiques, comparables aux écailles osseuses. L'os aurait apparu à l'origine indépendant du cartilage, puis aurait envahi ce dernier secondairement. En d'autres termes, au cours de la phylogénèse, les os de membrane seraient devenus des os de cartilage. La distinction entre les os de membrane et les os périchondraux, selon que la substance osseuse est ou n'est pas séparée du cartilage par un *périchondrium*, perdrait beaucoup de sa valeur. Elle correspondrait seulement à des stades d'évolution différents des éléments squelettiques. En fait, WALTHER (1883) regardait

certaines ossifications périchondrales comme des os de membrane, et d'autres comme des os de cartilage. GOLDI (1884) proposait une troisième catégorie d'os dits périchondraux, intermédiaire entre les os de membrane et les os de cartilages endochondraux. Récemment, BUJARD (1931), classant les os d'après leurs rapports avec le cartilage au cours du développement, distingue : l'ossification achondrale, se développant en l'absence de tout cartilage : ce sont les ossifications de membrane et dermiques de la nomenclature habituelle ; l'ossification parachondrale, qui se développe au voisinage du cartilage et comprend certaines ossifications de membrane ; l'ossification périchondrale, se développant au contact du cartilage, aux dépens du *perichondrium* ; enfin, l'ossification endochondrale. Une telle classification est purement embryologique ; elle renseigne sur le mode de développement de l'os, mais nullement sur les homologues de celui-ci. L'histogénèse et la phylogénèse ne sont pas reliées l'une à l'autre d'une façon précise.

La distinction entre os de cartilage et os de membrane n'est-elle d'aucun secours en Anatomie comparée ? Il serait injustifié de répondre par l'affirmative. Au contraire, chez les Vertébrés, on peut admettre d'une façon générale que certains os se développent régulièrement à l'intérieur du *perichondrium*, d'autres régulièrement à l'extérieur. Mais il existe des exceptions qui semblent particulièrement fréquentes chez les Actinoptérygiens. Il faudra donc, en ce qui concerne ces Poissons, se servir du critère embryologique avec beaucoup de réserve. Le critère morphologique, basé sur la phylogénèse, sera toujours préférable pour établir l'homologie des os chez les différentes formes. Si, dans une série de formes adultes, vivantes ou fossiles, l'Anatomie comparée peut démontrer que certains os se forment d'une façon générale directement dans le tissu conjonctif ou le mésenchyme, on les considérera comme os dermiques ou os de membrane. Si l'on peut démontrer qu'ils proviennent généralement d'une ossification périchondrale, on les considérera comme os de cartilage. Chaque cas devra être examiné en particulier, car un os de membrane peut secondairement se fusionner avec un os de cartilage, et un os de cartilage peut se transformer en os de membrane.

Le dentaire des Polyptéridés est un os dermique parfaitement distinct du mentomeckelien, d'origine périchondrale ; mais il n'en est plus de même chez certaines formes évoluées. Par exemple, DEVILLERS (1947, p. 33, en note) a fait remarquer que le dentaire de *Salmo* est d'origine complexe : « Dès les plus jeunes stades, on peut y reconnaître un élément antérieur périchondral (mentomeckelien) et un élément dermique, qui passent sans transition de l'un dans l'autre. »

La fusion, au cours de l'ontogénèse, des deux ébauches représentant les os primitivement distincts, est évidemment le phénomène le plus simple qui puisse se présenter. L'os résultant unique sera dit alors à deux composants. Le composant de cartilage sera désigné par le préfixe auto-, le composant de membrane par le préfixe dermo-. Mais il arrive aussi que la fusion ait lieu *ab initio*. Ce n'est plus l'Embryologie, mais l'Anatomie comparée qui fournit alors les meilleures bases d'une interprétation correcte. Le sphénotique des Polyptéridés sera interprété comme résultant de la fusion au cours de la phylogénèse d'un auto-sphénotique et d'un dermosphénotique, parce que ces deux os existent séparés sur les crânes des formes moins évoluées.

D'autre part, il peut arriver qu'un os, primitivement de cartilage, se développe d'une façon purement achondrale. Les vertèbres ont toujours été des éléments cartilagineux ou ossifiés aux dépens de cartilages embryonnaires. On connaît cependant des cas parmi les Téléostéens où elles s'ossifient directement dans le mésenchyme, sans préformation cartilagineuse. Même dans ce cas extrême, on est fondé à considérer les vertèbres comme des os de cartilage. Le sphénoïde, l'otique et l'occipital des Polyptéridés présentent une condition intermédiaire. Ces éléments se développent en partie à la surface d'une région cartilagineuse du chondrocrâne embryonnaire qu'ils finissent par remplacer, en partie dans le tissu conjonctif ou membraneux environnant. Ce sont des os automorphiques, expres-

sion créée par GAUPP (1906) pour qualifier des os qui s'étendent beaucoup plus que le cartilage préexistant, et acquièrent une forme définitive différente, par opposition aux os mimimorphiques qui copient exactement la forme du cartilage.

L'otique des Polyptéridés a souvent reçu le nom d'opisthotique. Cette appellation prête doublement à confusion et doit être évitée. Elle s'applique en effet en propre à un os de cartilage du crâne des Tétrapodes. L'os dit opisthotique des Holostéens et des Téléostéens, qui topographiquement occupe d'ailleurs une aire bien moins étendue que l'otique des Polyptéridés, semble être toujours un os de membrane. On doit lui réserver le nom d'intercalaire. DE BEER (1937, p. 497) arguë du mode de développement différent pour mettre en doute l'homologie de l'opisthotique et de l'intercalaire. Le raisonnement n'est pas absolument démonstratif, puisque un os de cartilage peut devenir, au cours de la phylogénèse, un os de membrane. Mais il est possible d'arriver à la même conclusion en partant d'autres prémisses. L'intercalaire est un élément osseux qui a fait sa première apparition dans la lignée des Holostéens-Téléostéens, puisque le neurocrâne des Palæoniscoïdes était entièrement ossifié. Il a donc nécessairement une origine distincte de l'opisthotique des Tétrapodes qui sont issus d'une souche différente de Vertébrés inférieurs. Les deux os en question n'ont de commun que la position à l'arrière de la région otique. Ils se sont développés indépendamment dans deux lignées différentes ; l'un est resté os de cartilage, l'autre est devenu os de membrane. En ce qui concerne l'otique des Polyptéridés, il semble correct de dire que sa partie intra-membraneuse correspond à l'intercalaire, et sa partie périchondrale à un épitotique et à un ptérotique, étant entendu que l'individuation de ces trois os correspond à un stade d'évolution dans le degré de l'ossification qui n'a jamais été atteint par le neurocrâne des Polyptéridés.

II. Voûte du neurocrâne

La face dorsale est une partie généralement négligée dans l'étude du neurocrâne. Elle présente cependant d'intéressantes variations dans son degré de développement et son mode de formation au cours de l'ontogénèse. Dans le cas le plus général et d'un point de vue morphologique, on peut y distinguer six constituants (DE BEER, 1937, p. 392). 1) Un cartilage paraphysaire, réunissant antérieurement les cartilages orbitaires, et qui est soudé à l'extrémité caudale du *tectum nasi*. 2) Un cartilage épiphysaire, réunissant les cartilages orbitaires vers le milieu de leur longueur. 3) Un *tectum transversum* réunissant postérieurement les cartilages orbitaires, là où ils se soudent aux capsules otiques. 4) Un *tectum synoticum*, réunissant les deux capsules otiques. 5) Un *tectum posterius*, réunissant les deux arcs occipitaux. 6) Une *taenia tecti medialis*, bande sagittale qui peut réunir deux ou plusieurs des cartilages précédents, ou être réduite à une apophyse sur l'axe médian de ceux-ci, dirigée vers l'avant ou vers l'arrière. Plusieurs de ces constituants peuvent évidemment faire défaut, simultanément ou non ; mais ils peuvent en outre se souder entre eux ou rester séparés. La voûte du crâne présente dans ce dernier cas des fontanelles dorsales, c'est-à-dire des zones où le cartilage est remplacé par une membrane.

Un examen, même rapide, du crâne des Poissons, montre que le nombre, la position et l'étendue de ces fontanelles présentent une grande variabilité. A côté du chondrocrâne d'*Amia*, sans lacune dorsale à l'état adulte, nous trouvons celui d'*Acipenser sturio* sur lequel une fontanelle postérieure persiste entre le *tectum synoticum* et le *tectum posterius* (STENSTRÖM, 1932, fig. 35), et celui de *Lepisosteus* qui possède une fontanelle paire de chaque côté de la *taenia tecti medialis*. Les Téléostéens présentent une gamme de variations encore plus étendue. *Polypterus* possède à l'état adulte une fontanelle dorsale (fontanelle supracrâniale, ALLIS, 1922, p. 191), fermée par une membrane. Son extrémité antérieure en pointe ne

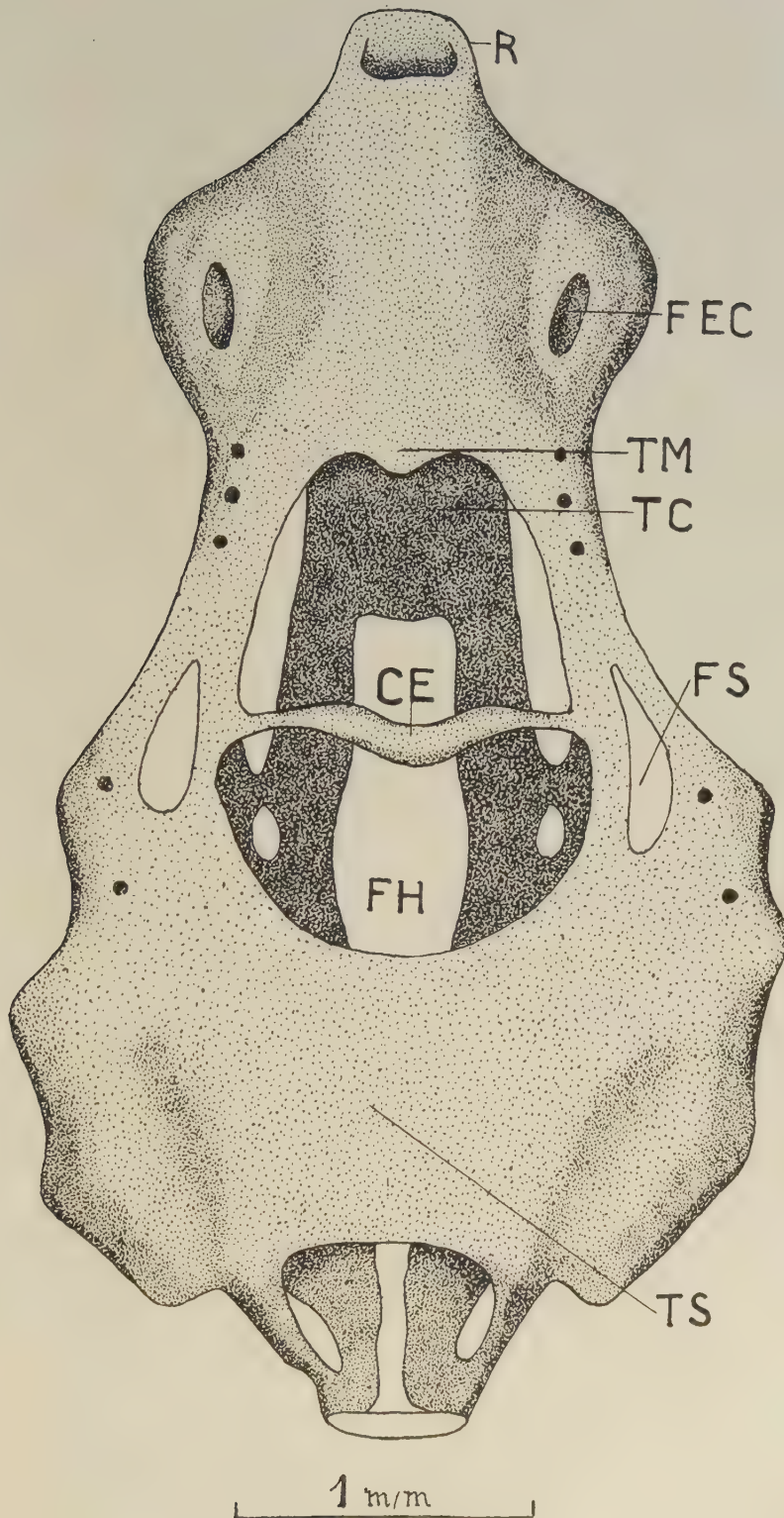


FIG. 15. — *Polypterus senegalus* 30 mm. Vue dorsale du neurocrâne, montrant la voûte crânienne embryonnaire percée des deux fontanelles prépinéale et postpinéale (d'après MOY-THOMAS, 1933).

CE, cartilage épiphysaire.

FEC, fenestra endonarina communis.

FH, fenêtre hypophysaire.

FS, fontanelle supraorbitaire.

R, rostre.

TC, trabecula communis.

TM, ébauche de *tænia medialis*.

TS, tectum synoticum.

s'avance guère au delà du plan frontal tangent postérieurement aux globes oculaires. Son extrémité caudale arrondie entame le bord cartilagineux du *tectum synoticum* : il n'y a pas de *tectum posterius*. Vers le 1/3 ou le 1/4 postérieur de cette fontanelle se trouve le cartilage épiphysaire, qui a été décrit soit comme une plaque mince arrondie, percée d'un trou (ALLIS, 1922, p. 191), soit comme un cartilage en forme de « V » ouvert vers l'avant (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, p. 388). Ce cartilage, autonome, repose directement sur la *dura mater*, au-dessus de l'épiphyse. A l'état juvénile, il relie les deux cartilages orbitaires, de sorte qu'il existe une fontanelle prépinéale entre le cartilage paraphysaire et le cartilage épiphysaire, et une fontanelle postpinéale, entre le cartilage épiphysaire et le *tectum synoticum*. Ces deux fontanelles se réunissent et n'en forment plus qu'une seule sur les adultes, par suite de la résorption de la bande cartilagineuse qui les séparait. Il ne subsiste finalement de celle-ci qu'une petite plaque cartilagineuse de forme mal définie.

Sur les crânes des formes fossiles, on peut observer deux catégories de fontanelles dorsales : antérieures et postérieures. La signification de la fontanelle postérieure sera examinée plus loin, en même temps que celle du sillon occipital. Il s'agit de la limite primitive entre la région otique et la région occipitale du neurocrâne. A cette dernière appartient le *tectum posterius*. Nous n'envisagerons ici que le toit du palæocrâne et les fontanelles dorsales antérieures.

La voûte crânienne de *Boreosomus piveteaui*, dans le cas où l'ossification atteint son plus haut degré de développement, est continue, sauf au niveau de la partie postérieure de la région orbito-temporale. On observe à cet endroit une fontanelle médiane impaire, dont les bords sont limités par des lamelles osseuses périchondrales, de sorte qu'elle n'était pas comblée de tissu cartilagineux du vivant de l'animal. Sur les spécimens dont l'endocrâne est moins ossifié, la fontanelle s'étend en outre sur les 2/3 du *tectum synoticum*, mais la partie postérieure de la fontanelle était alors sans doute remplie de cartilage. Le riche matériel étudié par NIELSEN montre en effet toutes les transitions entre des spécimens dont le toit de la région otique n'est pas ossifié, et des spécimens où toute trace de fontanelle dans cette même région a disparu. Des moulages de la cavité crânienne ont de plus montré que la partie de la fontanelle qui persiste quel que soit le degré de l'ossification était située juste au-dessus du diencéphale, et par suite de l'épiphyse. « Comme il peut être établi avec certitude, écrit NIELSEN (1942, p. 319), que l'épiphyse n'a laissé aucune impression sur la face cérébrale de cette partie du toit de l'endocrâne qui se trouve en avant de la fontanelle dorsale, comme par exemple chez *Saurichthys*, selon toute probabilité le pédoncule épiphysaire passait à travers la fontanelle même et était la cause effective de la formation de la fontanelle. » Nous reviendrons plus loin sur cette dernière opinion.

Les spécimens les plus ossifiés des Palaeoniscidés du Kansas possèdent une fontanelle dorsale antérieure présentant la même forme et les mêmes relations par rapport au diencéphale (MOODIE, 1915). Il s'agit probablement aussi d'une ouverture suprapinéale dans le toit crânien. La fontanelle dorsale des Palaeoniscidés A et B du Kansas, telle qu'elle apparaît sur les figures de WATSON (1925, p. 837-846), comprend deux parties séparées par un rétrécissement médian de la paroi osseuse. La partie antérieure correspond exactement par sa position à la fontanelle de *Boreosomus* et du Palaeoniscidé étudié par MOODIE. Elle devait par suite s'ouvrir au-dessus de l'épiphyse. Il est probable que la partie postérieure située derrière la constriction était remplie de cartilage.

La voûte du crâne de *Glaucolepis* est percée d'une vaste fontanelle antérieure, s'étendant depuis le tiers postérieur de la région otique jusqu'à la moitié environ de la région orbito-temporale. Mais les bords n'en sont pas recouverts de lamelles osseuses périchondrales : elle était donc du vivant de l'animal bordée de cartilage et vraisemblablement d'étendue beaucoup plus restreinte. Il est difficile, dans ces conditions, de reconstituer sa forme et sa position exactes sur le chondrocrâne. Toutefois, il n'y a aucune raison de penser, en raison de la similitude entre le crâne de *Glaucolepis* et ceux des autres Palaeoniscoïdes, que cette fontanelle dor-

sale n'ait pas surmonté le diencéphale. Il est donc permis de conclure que la voûte du palaeocrâne des Actinoptérygiens primitifs était percée d'une seule fontanelle dorsale antérieure, de taille minime et normalement située au-dessus de l'épiphyse. Ce dernier organe devait alors être plus développé qu'il n'apparaît sur la majorité des Poissons actuels. Un orifice pinéal s'ouvrant à la face dorsale du crâne a en effet été décrit dans divers groupes de Vertébrés inférieurs. Parmi les Palaeoniscoïdes mêmes, BERG (1939) en a signalé un entre les deux frontaux de *Gyrolepidotus schmidtii*, du Carbonifère inférieur, et WESTÖLL (1944, p. 71) dans le genre *Rhadinichthys*, du Dévonien-Carbonifère. Ce même auteur a décrit une dépression interne et médiane, ou même un véritable orifice sur la ligne de suture entre les deux frontaux de divers *Haplolepis*. Il s'agit évidemment de structures liées à l'épiphyse et qui impliquent que cet organe ait traversé la voûte de l'endocrâne par une fontanelle.

Le cas des Saurichthyidés permet de pousser plus loin l'étude des corrélations morphologiques entre l'épiphyse et le neurocrâne. La partie antérieure de la région otique des *Saurichthys* est percée dorsalement d'une fontanelle, médiane, ovale, qui s'étend même un peu dans la région orbito-temporale. Certaines de ses parties périphériques étaient cartilagineuses. Du vivant de l'animal, sa taille était donc plus réduite qu'il n'apparaît sur les spécimens dont la fossilisation a seulement conservé les parties osseuses. Cette fontanelle n'était probablement pas beaucoup plus grande que celle de *Boreosomus*, mais elle occupe une position un peu plus caudale, étant située au-dessus du mésencéphale, au lieu de surmonter le diencéphale. Ceci est vraisemblablement dû à la constriction très forte du toit crânien au niveau des orbites de *Saurichthys*. Or, l'épiphyse était logée dans un étroit canal, recourbé vers l'avant et terminé en cul-de-sac. Ce diverticule de la cavité crânienne était creusé dans le bord antérieur cartilagineux ou osseux de la fontanelle et ne traversait pas la voûte du crâne (STENSIÖ, 1925). Cette dissociation topographique, certainement secondaire, entre la fontanelle et l'épiphyse, montre qu'il n'existe aucune relation de cause à effet entre l'existence de ces structures, contrairement à l'opinion de NIELSEN rapportée précédemment.

Le cas d'*Acipenser gyldenstaedti* montre également que l'absence totale de fontanelle dorsale n'est nullement en relation avec la régression de l'épiphyse. Cette dernière, particulièrement bien développée, est étroitement entourée par le cartilage, qui forme un canal oblique vers l'avant, assez large à sa base et se rétrécissant au sommet. Ce canal s'ouvre à la surface dorsale du neurocrâne, au-dessous de l'une des plaques postrostrales médianes postérieures du crâne dermique (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, p. 437). Le toit de l'endocrâne des *Australosomus* de Madagascar, étudiés par PIVETEAU (1934 b, p. 15), et celui du fragment de *Caturus groenlandicus*, décrit par ALDINGER (1936) sont entièrement ossifiés, sans aucune fontanelle. Mais nous ne savons pas dans ces deux derniers cas quel était le degré de développement de l'organe pinéal.

Les formes fossiles ne montrent donc jamais qu'une seule fontanelle dorsale antérieure, qui, dans certains cas, pouvait même manquer. Cette fontanelle ne présente aucune relation nécessaire ni constante avec l'épiphyse. Mais elle est toujours médiane, impaire et située juste devant le *tectum synoticum*. Chez les Polyptéridés, c'est donc la partie postpinéale qui doit être considérée comme son homologue et phylogénétiquement la plus ancienne. L'existence d'une partie prépinéale est due à un arrêt de développement du chondrocrâne; elle constitue en fait un caractère embryonnaire persistant à l'état adulte, c'est-à-dire un caractère néoténique et non le rappel d'une condition ancestrale adulte.

En effet, sur les embryons d'*Amia*, d'*Acipenser* et de *Lepisosteus* (Fig. 16), nous voyons se former à un stade précoce un cartilage épiphysaire qui isole vers l'avant une fontanelle prépinéale embryonnaire et transitoire, homologue de celle des Polyptéridés. Ceci est réalisé au stade 13,6-14 mm., sur *Amia* (PEHRSON, 1922), au stade de 52 jours sur *Acipenser ruthenus* (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936), et au stade de 20 mm. sur *Lepisosteus* (VEIT, 1911). La fontanelle ne tarde pas à se fermer par croissance concentrique des cartilages épiphysaires, paraphysaires et

orbitaires qui l'entourent. C'est ce processus de croissance et de fusion des cartilages qui ne se produit pas sur le chondrocrâne des Polyptéridés, dont le développement dans la région dorsale apparaît dès ce stade totalement entravé.

La partie postpinéale de la fontanelle d'*Amia*, d'*Acipenser* et de *Lepisosteus*, sous sa forme typique impaire, ne subsiste pas beaucoup plus longtemps que la partie prépinéale. Chez *Lepisosteus*, elle est bientôt scindée longitudinalement en deux moitiés par la *taenia tecti medialis* qui se développe comme une apophyse caudale du cartilage épiphysaire et va se souder au *tectum synoticum*. Les deux

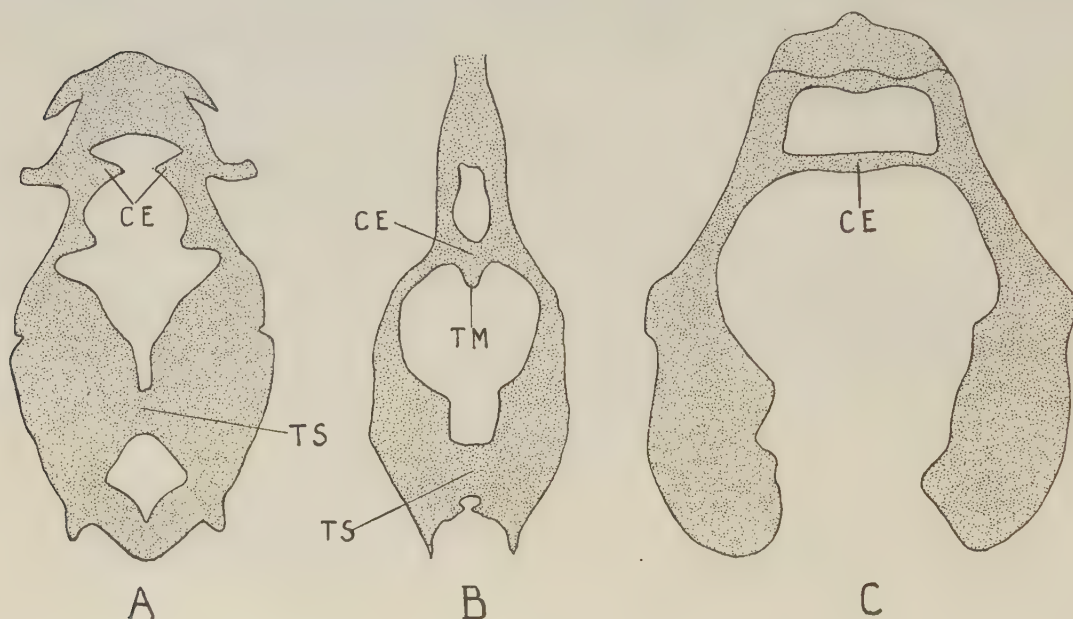


FIG. 16. — Schéma de la voûte crânienne embryonnaire.

A. *Acipenser ruthenus* (stade de 39 jours, d'après HOLMGREN et STENSIÖ, 1936).

B. *Lepisosteus* (stade de 20 mm., d'après VEIT, 1911).

C. *Amia calva* (stade de 13,6-14 mm., d'après PEHRSON, 1922).

CE, cartilage épiphysaire.

TM, *taenia medialis*.

TS, *tectum synoticum*.

fontanelles latérales résultantes persistent jusqu'à l'état adulte. Chez *Acipenser*, la *taenia tecti medialis* comble complètement la fontanelle. Mais chez *Amia*, cette dernière est fermée par le même processus de croissance concentrique des cartilages périphériques que la partie prépinéale. La *taenia medialis* est cependant indiquée au stade de 19,5 mm. par une pointe caudale au milieu du cartilage épiphysaire, mais elle ne se développe pas ultérieurement. Le cartilage épiphysaire des Polyptéridés présente également une convexité postérieure, et le bord caudal du cartilage paraphysaire une apophyse médiane dont la pointe, assez saillante et bien dessinée, est dirigée vers l'arrière. Ce sont là des rudiments de *taenia medialis*. Or, il est à remarquer que le bord antérieur et le bord postérieur de la fontanelle des formes fossiles sont toujours concaves vers le centre, d'où il est permis de conclure que l'apparition d'une *taenia tecti medialis* est une néoformation caractéristique des formes modernes. La voûte du crâne des Polyptères présente donc des caractères beaucoup plus embryonnaires que primitifs.

III. Région ethmoïdale et myodome antérieur

La cavité nasale des Polyptéridés est presque complètement close, la *fenestra endonarina communis* étant antéro-latérale. Le sac nasal communique avec l'extérieur par deux tubes nasaux s'ouvrant l'un par la narine externe postérieure, l'autre par la narine externe antérieure, à l'extrémité d'un petit tentacule nasal. Cette disposition diffère de celle que l'on observe parmi les Acipenséridés, *Amia* et les autres Actinoptérygiens, dont la cavité nasale est moins nettement délimitée, ne possédant en général ni toit ni paroi antérieure, ni paroi latérale.

Le neurocrâne des Polyptéridés se termine antérieurement par un rostre cartilagineux, situé au-dessous de la commissure ethmoïdale qui relie les extrémités antérieures des canaux sensoriels infraorbitaires. Sur l'exemplaire de *P. senegalus* de 76 mm. étudié par LEHN (1918, fig. 3), ce rostre est représenté formé de deux apophyses cartilagineuses superposées, une apophyse rostrale dorsale et une apophyse rostrale ventrale, entre lesquelles passe la commissure sensorielle. DE BEER (1937, p. 94) a rapproché cette condition de celle que l'on observe sur les Acipenséridés. En effet, la commissure ethmoïdale de ces Poissons, bien que renfermant deux organes sensoriels, n'est jamais entourée par une ossification dermique (PEHRSON, 1944, p. 34) ; elle est au contraire, dans certains cas, recouverte par le cartilage du rostre, particulièrement bien développé. Or, PEHRSON (1947) n'a pu retrouver à aucun stade l'apophyse rostrale dorsale chez les Polyptères. Aux stades de 46 et 53 mm., j'ai trouvé la commissure ethmoïdale entourée par l'ossification dermique du supraethmoïde, et reposant dans une dépression transversale peu profonde, creusée sur le dessus du rostre cartilagineux. Au stade de 93 mm. par contre, la dépression est plus profonde et s'enfonce légèrement dans la paroi postérieure cartilagineuse. Il en résulte que, sur certaines coupes transversales, le cartilage apparaît au-dessus et au-dessous de la commissure sensorielle. Mais l'apophyse rostrale dorsale est beaucoup moins saillante que ne la représentent les figures de LEHN.

Ontogénétiquement, l'appendice rostral des Polyptéridés dérive d'un prolongement du septé nasal médian, qui se développe sur la face dorsale de la plaque ethmoïdale, en même temps que la *lamina orbitonasalis*. *Amia* et *Lepisosteus* possèdent également un rostre court, comparable pour son développement à celui des Polyptères. Des recherches de SEWERTZOV sur le développement ontogénique d'*Acipenser ruthenus*, il résulte que les premiers stades embryonnaires sont dépourvus d'appendice rostral. Le fait que cette structure, pourtant caractéristique des Acipenséridés, se forme relativement tard, indiquerait d'après STENSIÖ (1932, p. 85) qu'elle n'est pas primitive, mais d'origine phylétiquement secondaire. Elle dérive vraisemblablement d'un rostre court de type palæoniscoïde, comme devait en présenter le neurocrâne de tous les Actinoptérygiens primitifs, à en juger d'après la forme du revêtement dermique qui est seul connu dans la région ethmoïdale antérieure.

De chaque côté, dans le coin latéro-postérieur de la face ventrale du *solum nasi* des Polyptéridés, se trouve une facette articulaire oblique. Sur celle-ci glisse la face dorsale de la *pars autopalatina* du palato-carré qui s'ossifie chez l'adulte en autopalatin. Cette articulation ethmo-palatine se retrouve également chez la plupart des Actinoptérygiens, sauf les Acipenséridés qui en seraient secondairement dépourvus (cf. *Palato-carré*, p. 107).

Examinons maintenant les différenciations structurales marquant la zone de transition entre la région ethmoïdale et la région orbitaire. Cette partie de l'endocrâne a été nommée par GAÜPP (1906) et DE BEER (1937) *planum antorbitale*, et par JARVIK (1942, p. 243) paroi postnasale. La région ethmoïdale est d'origine uniquement trabéculaire. Sur *Polypterus senegalus*, au stade de 8 mm., les trabécules sont réunis rostralement par une plaque ethmoïdale dont les bords

latéraux, relevés, forment la *lamina orbitonasalis*. En outre, une crête médiane sur la face dorsale de la plaque ethmoïdale constitue la base du septe nasal impair. Au stade de 24 mm., la cavité nasale renfermant les sacs olfactifs est complètement formée. Elle est limitée par un plancher ou *solum nasi*, formé par la plaque ethmoïdale, un septe nasal impair ou paroi internasale, une voûte ou *teclum nasi*, une paroi prénasale, une paroi nasale latérale et une paroi post-nasale. D'après DE BEER (1937), la limite entre la région ethmoïdale et la région orbitaire du chondrocrâne coïncide avec la fissure orbito-nasale embryonnaire qui sépare la *pila preoptica* de la *lamina orbitonasalis*. D'une façon générale, cette lacune se ferme au cours du développement par soudure des cartilages, sauf au niveau d'orifices pour le passage de vaisseaux et de nerfs. Dans le cas des Polyptères, dès le stade de 24 mm., on ne trouve dans cette région que l'ouverture postérieure du canal préorbitaire (*foramen orbitonasale*, GAUPP, 1906 ; DE BEER, 1937 ; canal du nerf profond, JARVIK, 1942), marquant le coin antéro-dorsal de l'orbite. Cette ouverture est largement évasée, et la base du muscle oblique supérieur y pénètre. Elle est située sur les Polyptères adultes, entre les ossifications de l'ectethmoïde et du sphénoïde. Le canal préorbitaire passe dans l'épaisseur du toit cartilagineux du neurocrâne. Il débouche ensuite dans une fossette longitudinale, à l'extrémité antérieure de laquelle un canal perce le toit de la cavité nasale. Cette fossette a été désignée sous les noms de *foramen epiphaniale* (DE BEER, 1937), ou de fossette ectethmoïdale antéro-mésiale (ALLIS, 1922). La première de ces appellations ayant été créée par GAUPP pour désigner une structure tout à fait différente et la seconde étant d'un maniement difficile, je propose le terme de fossette préorbitaire. Dans le canal préorbitaire passent le *ramus ophthalmicus lateralis*, le nerf profond, l'artère ophtalmique et la veine ophtalmique. D'après ALLIS, le nerf profond innerve la région qui, chez la majorité des Téléostéens, est innervée par les branches cutanées générales du *R. ophthalmicus superficialis trigemini*. Le *R. ophthalmicus lateralis* (*R. supraorbitalis ophthalmici lateralis*, LEHN, 1918 ; *R. ophthalmicus superficialis trigemini*, ALLIS, 1918 b, 1922) contient à la fois des fibres communes et des fibres latérales, mais pas de fibres cutanées générales.

La région ethmoïdale reçoit le sang hématosé de quatre artères : l'artère ophtalmique, l'artère orbito-nasale, l'artère maxillaire et une branche de l'artère cérébrale antérieure. L'artère ophtalmique accompagne le nerf profond dans le canal préorbitaire. L'artère orbito-nasale perce la base de la paroi médiane de l'orbite dans un canal propre (canal orbito-nasal, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, p. 387, fig. 294) ; elle pénètre dans le canal olfactif par lequel elle gagne la cavité nasale. L'artère maxillaire passe latéralement à la base de la paroi nasale latérale et perce celle-ci dans un canal qui sert également au passage d'une branche de la veine infraorbitaire, du *R. buccalis lateralis* et du *R. maxillaris trigemini*. La branche de l'artère cérébrale antérieure qui se dirige vers la cavité nasale utilise la voie du canal olfactif, son trajet est donc interne par rapport au neurocrâne. Le sang veineux est drainé par deux veines anastomosées dans la cavité nasale : la veine ophtalmique qui passe dans le canal préorbitaire et se jette dans la veine supraorbitaire d'une part, le rameau veineux qui passe par le canal de l'artère maxillaire signalé précédemment et qui se jette dans la veine infraorbitaire d'autre part. Les relations entre la cavité nasale, les vaisseaux et les nerfs que nous venons de décrire chez les Polyptéridés ne correspondent que d'une façon assez lointaine avec celles que l'on observe dans les divers groupes d'Actinoptérygiens. Il n'y a dans ce fait rien d'inattendu, car ce sont seulement les terminaisons des troncs vasculaires et nerveux qui atteignent la région ethmoïdale, et l'on sait que de tels organes présentent toujours une certaine plasticité morphologique.

Le nerf profond des Poissons est typiquement composé de deux branches, l'une dorsale et l'autre ventrale. Chez les Polyptéridés, la dorsale (*portio ophthalmici profundus*, VAN WILHE, 1882) est relativement réduite et accompagne le *R. ophthalmicus lateralis*. C'est la ventrale qui atteint la cavité nasale comme il a été dit plus haut et a été désignée sous le nom de nerf profond (*R. ophthalmicus*

profundus, ALLIS, 1922). Dans l'ensemble des Actinoptérygiens, au contraire, la branche ventrale (*R. nasalis* ou *R. nasociliaris*), faiblement développée, n'atteint pas en général la région ethmoïdale, et c'est la branche dorsale (*R. frontalis*) dont les fibres s'anastomosent avec celles du *R. ophthalmicus superficialis trigemini*, qui est prépondérante.

Chez *Acipenser*, le nerf ophtalmique superficiel (*R. ophthalmicus profundus trigemini*, VAN WIJHE, 1882 ; nerf profond, JARVIK, 1942) pénètre dans un canal faisant communiquer le coin antéro-supérieur de l'orbite avec la face dorsale de la région ethmoïdale. Toutefois, JARVIK (1942, p. 268) a trouvé sur deux spécimens d'*Acipenser sturio* deux canaux de même diamètre, ce qui indiquerait une bifurcation terminale du nerf profond, comme chez *Scaphyrhynchus*. En tout cas, le *R. ophthalmicus lateralis* passe directement de l'orbite à la face dorsale de la région ethmoïdale, dans un sillon longitudinal creusé sur l'apophyse cartilagineuse dorso-latérale de la paroi postnasale (*processus antorbitalis*, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936). Les conditions sont les mêmes chez *Polyodon*. Les trajets des veines et des artères en relation avec la cavité nasale n'ont pas été décrits avec beaucoup de précision dans le cas des Acipenséridés et nous ne nous y arrêterons pas. Sur les crânes de *Saurichthys*, il n'existe pas de canal préorbitaire, mais deux sillons sur la face dorsale de la région ethmoïdale. Le plus latéral de ces sillons correspondait au *R. ophthalmicus lateralis* ; le médian au *R. ophthalmicus superficialis trigemini* (STENSIÖ, 1925, p. 76). Il n'y a pas lieu d'attacher une grande importance au fait que les nerfs passent dans un ou deux canaux et un sillon (*Acipenser*) ou dans deux sillons (*Saurichthys*). Mais que les deux nerfs en question soient distincts mérite de retenir l'attention. Cette condition s'oppose en effet à celle que l'on observe chez *Amia* où le *R. ophthalmicus lateralis* et le *R. ophthalmicus superficialis* sont anastomosés en un tronc commun. Ce dernier passe de l'orbite sur la face dorsale de la région ethmoïdale du crâne dans une encoche du bord supérieur de la paroi postnasale. La branche ventrale du nerf profond, *R. ophthalmicus profundus*, pénètre dans l'entrée du myodome, et gagne la cavité nasale par un canal propre (DE BEER, 1937, p. 101).

Les Palaeoniscoïdes ne nous apportent aucune précision sur la condition primitive des nerfs ophtalmiques et du nerf profond. Sur les crânes d'*Australosomus* (PIVETEAU, 1934 b, fig. 8) et du Palaeoniscidé B du Kansas (WATSON, 1925 ; STENSIÖ, 1932, fig. 66 B), il existe un sillon longitudinal sur la face ventrale de la crête supraorbitaire. Ce sillon est prolongé vers l'avant par un canal qui rappelle le canal préorbitaire des Polyptéridés. Le *R. ophthalmicus superficialis trigemini* devait y passer et peut-être aussi le *R. ophthalmicus lateralis*, mais on ne sait rien sur le nerf profond. Au sujet de *Boreosomus*, NIELSEN (1942, p. 305), après avoir décrit le *foramen olfactorium advehens*, ajoute : « Il est probable que non seulement le nerf olfactif, mais aussi le *R. ophthalmicus lateralis* passaient par cette ouverture ; et il est tout à fait possible que le *R. ophthalmicus superficialis trigemini* et le *nervus profundus*, ainsi que quelques petits vaisseaux, aient gagné la région nasale par le même passage. » Si, en réalité, les nerfs ophtalmiques et le nerf profond de *Boreosomus* empruntaient la voie du canal olfactif pour pénétrer dans la cavité nasale, on se trouverait en présence d'une disposition essentiellement particulière qui ne pourrait être que secondaire.

Dans aucun cas, on ne sait si le *R. ophthalmicus lateralis* et le *R. ophthalmicus superficialis* des Palaeoniscoïdes étaient distincts, comme ceux des Acipenséridés et des Saurichthyidés, ou anastomosés comme ceux des Holostéens et des Téléostéens. La première condition semble toutefois être primitive et l'on peut admettre que la seconde en dérive phylétiquement. Il est par contre difficile de ramener au schéma archaïque la disposition réalisée chez les Polyptéridés. La branche ventrale du nerf profond y présente les particularités d'être aussi bien développée que le *R. ophthalmicus lateralis*, d'accompagner ce dernier avant de pénétrer dans la cavité nasale, et d'innervier par ses fibres générales cutanées la région généralement innervée par le *R. ophthalmicus superficialis*. Enfin, le *R. ophthalmicus lateralis* contient des fibres communes en plus des fibres latéra-

les. La seule interprétation possible pour expliquer ces diverses particularités serait d'admettre une dissociation du nerf ophtalmique superficiel, primitivement distinct du *R. lateralis* et du *R. ophthalmicus profundus*. Les fibres communes se seraient réunies au *R. ophthalmicus lateralis*, suivant le processus de fusion qui s'observe chez les Actinoptérygiens supérieurs, tandis que les fibres cutanées générales, perdant leur connexion proximale avec le ganglion ophtalmique, auraient été annexées par la *portio ophthalmici profundus* et par le *R. ophthalmicus profundus*.

L'existence des myodomes antérieurs et leur degré de développement sont évidemment liés à l'importance des muscles obliques et au volume des globes oculaires. Sur les crânes platytarbiques, nous trouvons un septe interorbitaire épais, creusé intérieurement pour le passage des bulbes et des nerfs olfactifs. Les muscles obliques sont alors petits et les points d'insertion du M. oblique supérieur et du M. oblique inférieur éloignés l'un de l'autre. Ces conditions sont typiquement réalisées chez les Polyptéridés. Le M. oblique inférieur de *Polypterus* s'insère à la partie inférieure de la paroi postnasale. Le M. oblique supérieur pénètre dans l'entrée du canal préorbitaire et s'insère sur la paroi médiane du canal, en passant soit au-dessus, soit au-dessous du nerf profond (LEHN, 1918, p. 392 ; ALLIS, 1922, p. 273). Etant donné que l'ectethmoïde ne présente aucune dépression à l'endroit où s'insère le M. oblique inférieur, il n'y a aucune raison de penser que le M. oblique supérieur qui n'est ni plus développé, ni fonctionnellement plus important que le précédent, ait élargi l'entrée du canal préorbitaire, développé pour le passage des nerfs. Il est préférable dans ce cas de ne pas parler de myodome, même rudimentaire. La disposition des muscles obliques d'*Acipenser* est identique. Le M. oblique supérieur pénètre également dans l'ouverture du canal du nerf ophtalmique superficiel (DE BEER, 1937, p. 92). D'après JARVIK (1942, p. 563, fig. 75 B), les Coelacanthiformes présentaient des caractères comparables. Le M. oblique supérieur aurait pénétré dans l'ouverture d'un canal dorsal correspondant au nerf ophtalmique superficiel, et le M. oblique inférieur dans l'ouverture d'un canal ventral correspondant probablement à une artère orbito-nasale.

Dans tous ces cas, les myodomes sont à peu près inexistants ou réduits à l'entrée de canaux développés pour le passage de nerfs ou de vaisseaux. Les Palæoniscoides, par contre, possédaient généralement des yeux de grande taille. Le septe interorbitaire est alors mince, souvent même perforé d'une fenêtre optique, obturée par une simple membrane. La partie supérieure du septe peut être élargie, et le trajet des nerfs olfactifs internes (*Glaucolepis*, *Australosomus*, Palæoniscidé B). Le septe peut être aussi uniformément aminci : les nerfs olfactifs traversent alors la cavité orbitaire entre le *foramen olfactorium evehens*, orifice de sortie de la cavité endocranienne, et le *foramen olfactorium advehens*, orifice d'entrée dans la cavité nasale (*Boreosomus*, *Saurichthys*, *Amia*, *Salmo*, etc...).

L'ossification complète des parties essentielles de la région ethmoïdale d'un crâne de *Glaucolepis magna* a permis une étude des impressions musculaires sur la paroi postnasale (Fig. 17). De chaque côté du septe interorbitaire, il existe deux dépressions superposées, une ventrale et une dorsale, correspondant respectivement au M. oblique inférieur et au M. oblique supérieur. Aucun canal ne s'ouvre dans ces dépressions (NIELSEN, 1942, p. 95, fig. 17 A). Ce sont donc de véritables myodomes antérieurs qui ne résultent pas de l'envahissement par les muscles oculaires de cavités déjà creusées pour le passage de nerfs ou de vaisseaux. Il est à noter que le point d'insertion du M. oblique supérieur et le point d'insertion du M. oblique inférieur sont largement écartés l'un de l'autre, comme chez les Polyptéridés.

Le myodome antérieur de *Boreosomus* est composé de deux dépressions superposées. L'inférieure correspond exactement au myodome ventral de *Glaucolepis*, mais est beaucoup plus profonde. Elle communique avec sa symétrique et forme un myodome ventral impair. La cavité dorsale, plus spacieuse que la précédente, perce également le septe interorbitaire de part en part, et forme un

myodome dorsal impair. Le nerf olfactif pénétrait dans cette cavité au fond de laquelle s'ouvre le *foramen olfactorium advehens* (NIELSEN, 1942, p. 305, fig. 64).

Le rapprochement entre *Boreosomus* et *Saurichthys* montre que les deux fenêtres décrites par STENSIÖ (1925, p. 35, fig. 10 B) dans le sept interorbitaire, correspondent aux muscles obliques de l'œil. Dans les deux cas, le *foramen olfactorium evehens* est situé au-dessus de la fenêtre optique. Plus en avant se trouvent les myodomes, le dorsal étant un peu postérieur au ventral. Les fenêtres médianes mettant en communication les côtés droit et gauche devaient, du vivant de l'animal, être obturées par une membrane sur laquelle étaient insérés les muscles obliques. En un mot, la condition de *Saurichthys* se déduit de celle de *Boreosomus* par un glissement vers l'avant de la paroi postnasale, de sorte que la

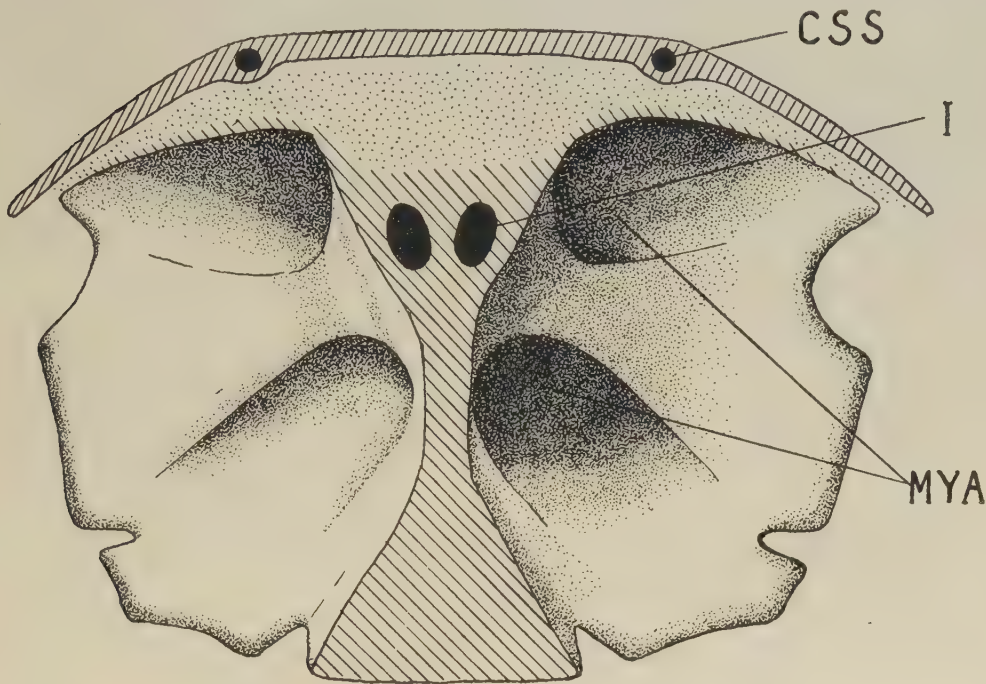


FIG. 17. — *Glaucolepis magna*. Restauration de la région ethmoïdale du neurocrâne (d'après NIELSEN, 1942). La coupe transversale est faite au niveau du sept interorbitaire et la région antérieure du crâne vue de l'arrière.

CSS, canal sensoriel supraorbitaire.

MYA, myodomes antérieurs.

I, canal olfactif creusé dans l'épaisseur du sept interorbitaire.

cavité orbitaire englobe les deux compartiments myodomiques. Un tel glissement a dû se réaliser effectivement au cours du développement phylétique, en relation avec l'allongement de la région ethmoïdale et du rostre, allongement qui est poussé à un degré extrême dans la lignée des Saurichthyidés. La distance relativement grande séparant le *foramen olfactorium evehens* du *foramen olfactorium advehens* serait due aux mêmes causes.

Dans tous les cas envisagés jusqu'ici, le myodome antérieur était composé d'un compartiment dorsal et d'un compartiment ventral, pair ou impair. Il n'en est plus de même pour les Holostéens et les Téléostéens. *Amia* possède un myodome fonctionnel pair unique (canal orbito-nasal, ALLIS, 1897, p. 513-514). Il

s'agit d'une dépression réunissant l'orbite au canal olfactif et dans laquelle pénètrent une veine nasale (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, p. 453) et les deux muscles obliques qui s'insèrent à peu près au même point sur la paroi internasale. Ontogénétiquement, le myodome n'est que la partie de la *fissura orbitonasalis* qui n'a pu être comblée par le développement des cartilages à cause de la présence des muscles oculaires. Il est limité ventralement par la plaque ethmoïdale, médiane-ment par la *pila preoptica*, latéralement par la *lamina orbitonasalis* et dorsalement par la commissure sphéno-ethmoïdale. *Salmo* présente un myodome antérieur essentiellement du même type (DE BEER, 1937). Cette disposition, qui n'est pas primitive, doit être considérée comme typique pour les Holostéens et les Téléostéens.

La région ethmoïdale du crâne des Polyptéridés diffère profondément par sa structure de celle des Actinoptérygiens supérieurs, Holostéens et Téléostéens, mais elle se rapproche de celle des Actinoptérygiens peu évolués ou considérés comme tels. JARVIK (1942, p. 600) est d'autre part arrivé à la conclusion que « dans le développement général du cerveau antérieur et des nerfs olfactifs, la forme du sac nasal, le trajet des nerfs et des vaisseaux de la région ethmoïdale, les Coelacanthidés sont ou ont dû être extraordinairement semblables à *Polypterus* ». Certains des caractères invoqués ne sont pas particuliers aux seuls Polyptéridés et Coelacanthidés, mais se rencontrent également dans d'autres groupes d'Actinoptérygiens. Certains autres caractères sont des conséquences du platytrabisme du crâne, et pourraient être appliqués avec bonheur à un rapprochement entre *Polypterus* et *Acipenser*. Il ne convient pas d'attacher à ces derniers une trop grande importance car, comme nous le verrons à propos du myodome postérieur, il est fort possible que le platytrabisme soit apparu secondairement dans des groupes différents. Seule une étude très serrée pourrait préciser ce qui, dans ce cas, ressort de la convergence. Nous signalerons simplement la présence d'un recessus antéro-médian dans la cavité nasale, occupé par un diverticule du sac olfactif, et l'existence d'un canal latéral, juste derrière la *fenestra endonarina communis*, pour le passage dans la cavité nasale de rameaux nerveux et vasculaires. Sur ces deux points précis, la ressemblance entre *Polypterus* et les Coelacanthidés est indubitable. Mais il est fort possible qu'il s'agisse de caractères primitifs hérités d'un ancêtre commun à tous les Téléostomes.

IV. Fosse hypophysaire et myodome postérieur

C'est à GAUPP (1906) que l'on doit la distinction entre crânes tropibasiques et crânes platybasiques. Dans les premiers les trabécules sont situés très près l'un de l'autre et se soudent médiane-ment. Dans les seconds, ils sont séparés par un espace plus ou moins large. Van WILHE (1922) a fait remarquer que la différence portant sur la position réciproque des trabécules, et non sur la condition de la plaque basale, il serait plus correct d'utiliser respectivement les termes tropitrabiques et platytrabiques. Mais cette suggestion n'a guère été suivie par l'usage.

Des études expérimentales sur des embryons d'Amphibiens ont montré que la position des trabécules est contrôlée par un facteur dont l'action peut être assez facilement modifiée. Par exemple, les trabécules de Triton sont normalement séparés l'un de l'autre. Mais en traitant avec du chlorétone ou du phénol des embryons à certains stades de la gastrula, on obtient une cyclopie (fusion médiane des deux yeux) plus ou moins marquée, accompagnée d'une fusion des trabécules. Il est probable que l'espacement des trabécules et la largeur du cerveau sont sous la dépendance du même organisateur que la forme de la voûte du pharynx (DE BEER, 1937, p. 377).

Qu'il s'agisse d'une condition primitive ou secondaire, le platytrabisme du crâne est toujours lié à un volume réduit des globes oculaires et, dans la région

orbitaire, à un élargissement important du cerveau, notamment du télencéphale. Ces corrélations s'observent avec une particulière netteté sur les Polyptéridés. Elles sont accompagnées d'autres modifications secondaires, telles que l'absence de septa interorbitaire médian et de myodome, la position très avancée du *foramen opticum*, etc... Sur tous ces points, le crâne des Polyptéridés s'apparente à celui des Sélaciens et, parmi les Actinoptérygiens, à celui d'*Acipenser*.

Au stade de 6,75 mm., les trabécules apparaissent à l'état procartilagineux, sous forme de barres longitudinales, largement espacées l'une de l'autre, et situées en avant de l'extrémité antérieure de la notochorde et des parachordaux. Ni à ce stade, ni aux suivants, il n'a été trouvé trace de cartilages polaires. Au stade de 8 mm., les trabécules sont soudées à la plaque basale parachordale et réunies antérieurement par la plaque ethmoïdale (*trabecula communis*). La fenêtre hypophysaire est donc déjà limitée. Au stade de 9 mm., les cartilages orbitaires apparaissent à la partie supérieure de l'orbite, à mi-distance entre la capsule nasale et la capsule otique. Au stade de 24 mm., les cartilages orbitaires sont réunis postérieurement à la capsule otique et antérieurement à la région ethmoïdale du neurocrâne (Fig. 13).

Participant à la formation de la paroi médiane de l'orbite, qui réunit les trabécules aux cartilages orbitaires, on peut distinguer les éléments suivants : 1) une travée préoptique (preoptic root, DE BEER, 1937), située en avant du nerf optique et soudée à la *lamina orbitonasalis*, sauf au niveau du canal préorbitaire ; 2) une travée métopique (*pila metoptica*, DE BEER, 1937), située en arrière du nerf optique, et dont la limite postérieure est marquée par le canal du nerf oculomoteur et le canal de la veine pituitaire. Ces deux travées cartilagineuses restent séparées par une lacune assez large, qu'obture seulement une membrane. Il ne s'agit pas à proprement parler d'une fenêtre optique ; ce dernier terme désigne en effet, dans les crânes tropitabiques, une ouverture creusée dans le septa interorbitaire, c'est-à-dire dans la paroi impaire située sous la cavité crânienne ou sous les nerfs olfactifs. Or, chez les Polyptères, il n'y a pas trace de septa interorbitaire ; les deux parois formant le fond de chacune des cavités orbitaires restent largement séparées l'une de l'autre par un espace occupé par le cerveau antérieur ; 3) en arrière des canaux du nerf oculomoteur et de la veine pituitaire, et jusqu'à la capsule otique, c'est-à-dire jusqu'au canal du nerf trijumeau, le cartilage forme la travée antotique (*pila antotica*). Il présente en effet les caractères suivants qui, selon DE BEER (1937, p. 388), définissent la *pila antotica* : « Derrière le nerf oculomoteur, l'artère ophtalmique et la veine pituitaire, devant le *foramen prooticum*, rattaché aux parachordaux dans les coins antérieurs de la plaque basale, de chaque côté du *dorsum sellae* ou acrochordal ». Toutefois, en ce qui concerne les Polyptères, le même auteur déclare : « Le cartilage qui forme la limite antérieure du *foramen trigeminum* ne répond pas aux caractéristiques d'une *pila antotica*. Le nerf profond qui devrait sortir du neurocrâne en arrière de la *pila antotica* passe par le même *foramen* que le nerf oculomoteur (lequel sort toujours chez les autres formes en avant de la *pila antotica*). » Il semble cependant préférable de conserver la même dénomination pour des parties de chondrocrâne embryonnaire ayant la même origine et la même disposition morphologique, et de considérer la position relative du nerf profond comme susceptible de variations.

Le *foramen trigeminum* n'est jamais complètement entouré par l'ossification, étant situé à la limite entre le sphénoïde osseux et la région otique cartilagineuse. Le nerf abducens, qui, chez le jeune, accompagne le trijumeau, est entouré chez l'adulte par le cartilage ; il possède donc un canal particulier dont l'orifice est ventral et postérieur par rapport au *foramen trigeminum*. La carotide interne pénètre dans la cavité crânienne juste en arrière du nerf oculaire, et chez l'adulte par le même canal. Elle est donc morphologiquement latérale et dorsale par rapport au trabécule.

L'*hypothalamus*, l'hypophyse et le *saccus vasculosus*, ou partie glandulaire de l'hypophyse, forment chez les Polyptéridés une masse volumineuse repliée

sous le cerveau moyen. Ces organes sont logés dans une cavité de la base du neurocrâne, ou fosse hypophysaire, beaucoup plus longue que large, et qui n'est autre que la fenêtre hypophysaire embryonnaire obturée ventralement par le parasphénoïde. Le bord antérieur de cette fosse hypophysaire est formé par l'extrémité caudale de la plaque ethmoïdale ; le bord postérieur par l'extrémité rostrale de la plaque parachordale. La partie caudale de la fosse hypophysaire est recouverte par une lame osseuse, le *dorsum sellae*, qui s'avance dans la *plica encephali ventralis* et sépare l'hypophyse du plancher du cerveau. Sur les crânes adultes, l'ossification du *dorsum sellae* fait corps avec celle du sphénoïde, mais

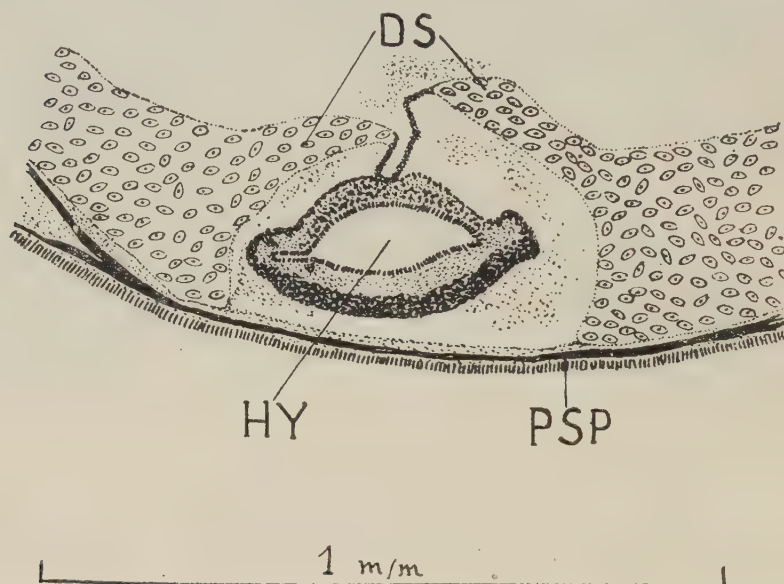


FIG. 18. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Coupe transversale de la région postérieure de la fosse hypophysaire. Formation du *dorsum sellae*.

Les deux parties cartilagineuses droite et gauche sont encore séparées par une zone membraneuse.

DS, *dorsum sellae*.

HY, hypophyse.

PSP, parasphénoïde.

elle se développe dans une lame cartilagineuse, le cartilage acrochordal, dont le développement présente certains caractères intéressants. Au stade de 30 mm. (MOY-THOMAS, 1933 a ; DE BEER, 1937), le cartilage acrochordal n'est pas encore formé. Au stade de 46 mm., en arrière du canal par lequel la veine pituitaire sort du chondrocrâne, la paroi cartilagineuse porte sur sa face interne une expansion horizontale s'étendant au-dessus de l'hypophyse. Les deux expansions cartilagineuses, droite et gauche, ne sont pas soudées sur la ligne médiane, mais seulement reliées par une membrane (Fig. 18). Elles sont en outre séparées du bord antérieur de la plaque parachordale par une zone plus mince, en partie cartilagineuse et en partie membraneuse. Cette zone correspond à la fenêtre basicrâniale qui s'oblitére totalement au cours du développement ultérieur, car il n'en subsiste aucune trace au stade de 93 mm.

A SUTTON (1887) revient le mérite d'avoir reconnu que les structures morphologiques intracrâniennes sont limitées par la *dura mater*, et qu'un organe lié au

cerveau devient extracranien à l'endroit où il perce cette enveloppe membraneuse. Cette notion est d'une grande importance pour l'interprétation de la fosse hypophysaire et du myodome. En effet, la *dura mater*, dans la cavité qui nous occupe, n'est pas appliquée directement le long de la paroi cartilagineuse. Il se forme sous le *dorsum sellae* un espace extracranien et intramural, auquel ALLIS (1914) a donné le nom d'espace subpituitaire.

Dans le cas des Polyptéridés, la veine pituitaire qui draine le sang de la région hypophysaire passe dans cet espace subpituitaire avant de sortir du neurocrâne et de se jeter dans la veine infraorbitaire. Mais il n'existe pas de myodome postérieur. Le muscle droit interne est inséré sur la face latérale du sphénoïde, en avant du *foramen opticum*, et les trois autres muscles droits en arrière de ce *foramen*, mais très en avant du canal de la veine pituitaire, à peu près au niveau de l'extrémité antérieure de la fosse hypophysaire.

Acipenser ne possède pas non plus de myodome, mais sa fosse hypophysaire est bien moins importante que celle des Polyptéridés. Il s'agit en effet d'une simple dépression creusée dans l'épaisseur de la paroi ventrale du chondrocrâne, et communiquant avec la cavité cranienne. L'*hypothalamus*, l'hypophyse proprement dite et le *saccus vasculosus* y sont logés. Ce complexe d'organes, entouré par la *dura mater*, est situé sous le diencéphale, juste derrière le chiasma optique. Il en résulte que la fosse hypophysaire se trouve en arrière de l'orifice interne du canal du nerf optique. Son bord antérieur est marqué par une légère élévation du plancher de la cavité cranienne sur laquelle repose le télencéphale, et qui constitue le bourrelet présphénoïde (*presphenoid bolster*; *presphenoid wulst*) sans équivalent chez les Polyptéridés; le bord postérieur et le *dorsum sellae* (*prootic bridge*; *Sattellehne*) correspondent à l'extrémité frontale des parachordaux embryonnaires à la face ventrale desquels se sont soudées les barres trabéculopolaires. Ces dernières sont réunies par une plaque cartilagineuse médiane qui forme le plancher de la fosse hypophysaire. D'après ALLIS (1931, p. 75), il existe probablement un espace subpituitaire dans lequel passe la veine pituitaire. Toutefois, d'après HOLMGREN et STENSIÖ (1936, p. 435, en note), cette dernière fait défaut sur la plupart des exemplaires d'*Acipenser ruthenus*. Quant au mode de formation du *dorsum sellae*, DE BEER (1937, p. 94) le décrit sur un *Acipenser stellatus* de 10 jours de la façon suivante: « A l'intérieur (du chondrocrâne) un développement intéressant se voit à la base de chaque *pila antotica*; à cet endroit, les rudiments du *dorsum sellae* s'avancent de la paroi interne vers la ligne médiane. En se rejoignant, ils formeront le toit cartilagineux du *cavum sacci vasculosi*. Le toit auparavant membraneux de cette cavité occupait donc la position morphologique d'une fenêtre basierâniale. »

La ressemblance entre *Acipenser* et *Polypterus* est évidente, notamment en ce qui concerne la disposition de la fosse hypophysaire, le mode de formation du *dorsum sellae* et l'absence de myodome. Mais il s'agit peut-être d'une convergence morphologique car, indépendamment de quelques différences secondaires, la position du nerf profond et de la carotide interne par rapport aux structures embryonnaires du chondrocrâne ne sont pas homologues.

Amia présente une disposition qui peut être facilement comparée aux précédentes, bien que la formation d'un myodome fonctionnel ait considérablement modifié certains détails de structure. A l'extrémité antérieure de la fosse hypophysaire se trouve le bourrelet transversal basisphénoïde sur lequel sont insérés latéralement les muscles droits de l'œil, à l'exception du muscle droit externe. Entre ce bourrelet cartilagineux et le *dorsum sellae* est tendue une membrane qui représente le plancher de la cavité cranienne. Cette membrane est creusée en son centre d'une dépression où est logée l'hypophyse. Le *saccus vasculosus* occupe un diverticule de la dépression qui est dirigé vers l'arrière, sous le *dorsum sellae* (Fig. 19 B). Au-dessous de la fosse hypophysaire, la base du crâne est percée d'une fenêtre ventrale du myodome, homologue de la fenêtre hypophysaire des Polyptéridés. Mais l'espace subpituitaire est beaucoup plus étendu que chez ces derniers. Il s'ouvre largement de droite et de gauche dans le fond des orbites. La veine

pituitaire y pénètre, ainsi que le muscle droit externe. On a donc un myodome impair, intramural et extracranien. Il s'étend en effet au-dessous de la membrane qui entoure l'hypophyse (partie préspinale) et au-dessous du *dorsum sellae* (partie spinale). Un myodome de ce type, qui contient seulement les muscles droits externes, a reçu le nom de myodome dorsal, par opposition au myodome de type téléostéen normal, qui comprend un compartiment dorsal pour les muscles droits externes, et un compartiment ventral pour les autres muscles droits.

A la suite d'études morphologiques portant sur divers groupes de Poissons, ALLIS (1919b) était arrivé à la conclusion que le myodome postérieur n'est qu'un espace subpituitaire intramural, secondairement envahi et agrandi par certains des muscles droits. Ce processus aurait débuté par la pénétration des muscles droits externes dans l'orifice latéral du canal transversal où passait la veine drainant la région pituitaire et plus particulièrement l'hypophyse. Un tel mode de formation oblige à considérer le myodome des Téléostéens comme une structure entièrement extracranienne. Cette dernière conclusion est également adoptée par HOLMGREN (1943) à la

suite d'études embryologiques et indépendamment de la théorie d'ALLIS. Sans pousser plus loin l'examen de l'origine des myodomes postérieurs, on pourrait

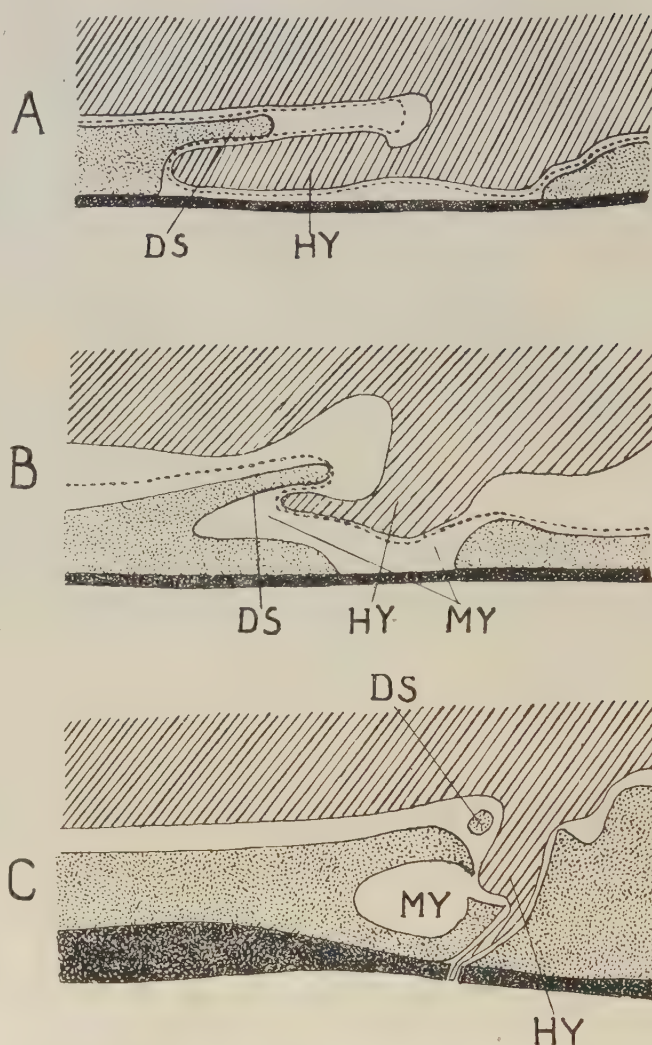


FIG. 19. — Coupes sagittales de la fosse hypophysaire (schématisées d'après plusieurs auteurs).

A. *Polypterus*. Fenêtre hypophysaire très longue, pas de myodome.

B. *Amia*. Myodome dorsal comprenant une partie spinale et une partie préspinale.

C. *Saurichthys*. Myodome spinal, communication bucco-hypophysaire, fenêtre basiscraniale en arrière du *dorsum sellae*.

Parasphénoïde en noir. Neurocrâne pointillé. Cerveau hachuré. *Dura mater* en trait interrompu.

DS, *dorsum sellae*.

HY, hypophyse.

MY, myodome.

être tenté de faire dériver phylogénétiquement la condition d'*Amia* de celle des Polyptéridés, et de considérer ces derniers comme ayant conservé l'état primitif. Mais en ce faisant, on négligerait deux données fondamentales du problème des myodomes postérieurs, à savoir : 1) que toutes les formes anciennes actuellement connues d'Actinoptérygiens possédaient un myodome fonctionnel ; 2) que dans de

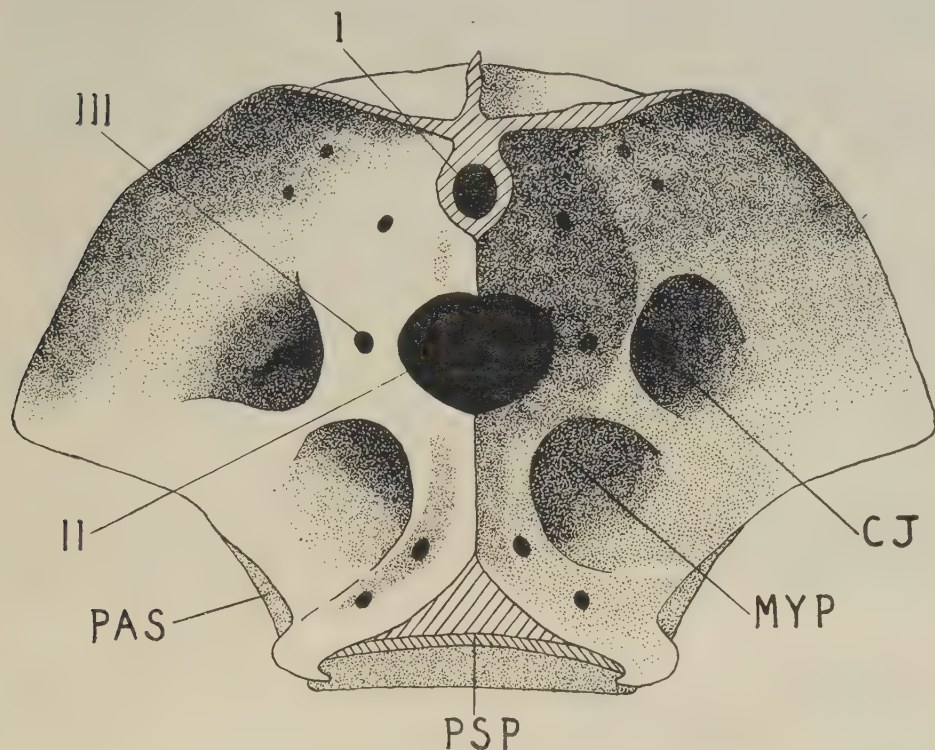


FIG. 20. — *Boreosomus piveteaui*. Restauration de la région otique du neurocrâne (d'après NIELSEN, 1942). La coupe transversale est faite au niveau de la fenêtre optique, et la région postérieure du crâne vue de l'avant.

CJ, ouverture antérieure du canal jugulaire, au fond de la cavité trigémino-faciale.

MYP, myodome postérieur.

PAS, *processus ascendens* du parasphénoïde.

PSP, parasphénoïde.

I, canal olfactif creusé dans l'épaisseur du septe interorbilaire.

II, *foramen opticum*.

III, *foramen* du nerf oculomoteur.

nombreux cas, en particulier parmi les Téléostéens modernes, l'absence de myodome est un caractère secondairement acquis.

Tous les crânes de Palaeoniscoïdes, qui ont été décrits jusqu'à ce jour, présentent en effet dans la région antéro-ventrale de la capsule otique une cavité qui ne pouvait être occupée que par les muscles oculaires. Il existe d'ailleurs une corrélation certaine entre la présence d'un myodome et la grande taille des yeux, caractère morphologique externe des Actinoptérygiens primitifs. Ceux dont le neurocrâne est connu, *Glaucolepis*, *Boreosomus* (Fig. 20) et les Palaeoniscidés du

Kansas, possèdent un myodome postérieur impair, comprenant un seul compartiment et, pour cette raison, comparable à celui d'*Amia*.

Seul le myodome de *Birgeria* présente la particularité d'être pair, c'est-à-dire que les deux cavités, s'ouvrant l'une dans l'orbite droite et l'autre dans l'orbite gauche, ne se rejoignent pas médianement. Les muscles droits externes pénétraient jusqu'au fond de ces cavités myodomiques. Mais comme ces dernières sont aussi très étendues vers l'avant, il est probable que les autres muscles droits y pénétraient également (STENSIÖ, 1921). Par contre, il n'y a pas lieu de penser que les muscles droits autres que les externes aient pénétré dans le myodome de *Saurichthys*. Les myodomes d'*Australosomus*, de *Perleidus* et d'*Ospia* correspondaient à ceux des Palaeoniscidés du Kansas, c'est-à-dire comprenaient un seul compartiment, probablement dorsal. Ceux des Sémionotidés, *Lepidotus*, *Dapedius*, étaient plus développés. Ils se rapprochaient davantage du type téléostéen et comprenaient peut-être un compartiment dorsal et un compartiment ventral. Il serait donc difficile de ne pas admettre qu'un myodome fonctionnel comprenant au moins un compartiment dorsal ait été développé chez les Actinoptérygiens dès le début de leur évolution. Le compartiment ventral, séparé du compartiment dorsal par une cloison membraneuse ou osseuse, serait de formation plus récente, car il n'apparaît qu'à l'intérieur de groupes déjà évolués.

Les relations entre le myodome primitif et la fosse hypophysaire des Actinoptérygiens primitifs peuvent apporter quelques renseignements sur le mode de formation probable de la cavité destinée à loger les muscles oculaires. Dans le cas de *Birgeria*, la fosse hypophysaire est étroite. Son ouverture interne dans le plancher de la cavité crânienne est limitée antérieurement par le basisphénoïde, et postérieurement par le *dorsum sellae*. Derrière le *dorsum sellae* se trouve une fenêtre basicrâniale. La partie inférieure de la fosse hypophysaire, sous le *dorsum sellae*, communique avec une cavité qui s'ouvre de chaque côté dans les myodomes. Il s'agit, selon toute probabilité, d'un espace subpituitaire et du passage de la veine pituitaire. Or, la cavité myodomique paire s'enfonce dans la région otique, bien en arrière du canal de la veine pituitaire (STENSIÖ, 1921, p. 168-175, 177, 180 ; HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, fig. 303).

Il en résulte que la théorie d'ALLIS ne peut être acceptée dans le cas de *Birgeria*. Par contre, si l'on suppose que les muscles droits externes, en se rapprochant médianement l'un de l'autre par leur base, arrivent à creuser les cavités myodomiques jusqu'à les faire communiquer, on obtiendrait un myodome impair et intramural, situé en arrière de la fosse hypophysaire. Cette disposition est précisément réalisée chez *Saurichthys*. Le myodome est en effet situé en arrière de la fosse hypophysaire avec la partie dorsale de laquelle il communique par un orifice assez étroit. STENSIÖ (1925, p. 54) pense que cette ouverture permettait au *saccus vasculosus* de s'étendre dans le myodome et à la veine pituitaire de recevoir des rameaux veineux venant de l'hypophyse et de l'*hypothalamus*. Ainsi, il est fort possible que le myodome de type *Saurichthys* représente une structure phylogénétiquement plus évoluée que le myodome de type *Birgeria*. NIELSEN (1942, p. 75), d'autre part, considère le myodome de *Saurichthys* comme plus primitif que celui de *Glaucolepis*. Ceci conduit finalement à l'hypothèse suivante : le myodome postérieur aurait été primitivement une cavité paire, creusée de part et d'autre de la fosse hypophysaire, et en principe distincte du canal de la veine pituitaire. Secondairement, par suite de l'accroissement de volume des cavités myodomiques, les muscles droits externes auraient pu envahir l'espace subpituitaire, et finalement la partie ventrale de la fosse hypophysaire, refoulant vers le haut l'hypophyse et le *saccus vasculosus*, mais sans jamais pénétrer dans la cavité crânienne proprement dite.

Le myodome postérieur manque totalement, non seulement chez *Acipenser* et *Polypterus*, mais aussi chez *Lepisosteus* et certains Téléostéens, notamment la plupart des Siluriformes, *Anguilla*, *Gadus morrhua*, *Gymnarchus* et plusieurs Mormyridés (HOLMGREN, 1943, p. 164-165). Il s'agit là de formes modernes représentant des groupes très divers d'Actinoptérygiens. Le cas des Siluriformes est

particulièrement important pour l'interprétation de celui des Polyptéridés. Le groupe des Siluriformes, comme celui des Cypriniformes, est en effet caractérisé par la présence d'un organe de Weber. Or, cet appareil résulte d'une spécialisation d'éléments vertébraux telle qu'il est inconcevable que son développement se soit effectué indépendamment dans deux groupes évolutifs différents. On doit en conclure que les Siluriformes sont étroitement apparentés aux Cypriniformes. Les uns et les autres sont issus d'une souche ancestrale commune chez laquelle l'appareil de Weber existait déjà, avec ses caractéristiques essentielles. Or, le fait que la plupart des Siluriformes sont dépourvus de myodome postérieur, alors que tous les Cypriniformes en possèdent un de type téléostéen normal, ne peut s'interpréter que par une régression et une disparition du myodome dans le cas des Siluriformes qui n'en ont pas. Cette conclusion qui s'impose avec une évidence particulièrement forte en ce qui concerne les Siluriformes est également valable pour les autres Téléostéens dépourvus de myodome. Rien ne s'oppose à ce qu'elle soit étendue aux autres Actinoptérygiens qui présentent la même particularité et notamment aux Polyptéridés.

HOLMGREN (1943, p. 169), s'accordant sur ce point avec ALLIS, préfère cependant considérer la condition des Polyptéridés comme primitive : « C'est un fait bien connu, écrit-il, que chez *Polypterus* il n'y a pas trace de myodome. Comme le développement du crâne de ce Poisson n'est qu'incomplètement connu, on ne peut dire si son développement est sujet à des conditions qui peuvent être interprétées comme des rudiments d'un myodome préexistant. La supposition la plus probable, cependant, c'est que *Polypterus* est dépourvu de myodome d'une façon primitive. » Il est vrai en effet que les rapports entre les muscles de l'œil et le neurocrâne n'ont pas été examinés à un stade de développement antérieur à celui de 30 mm. Les conditions y sont déjà celles que l'on rencontre chez l'adulte. Le muscle droit interne est inséré sur le trabécule, en avant du nerf optique, et les muscles droits externe, inférieur et supérieur, tous les trois en arrière du nerf optique, à la base de la *pila metoptica*, nettement en avant du canal de la veine pituitaire. Il est impossible qu'à un stade plus précoce, l'un de ces muscles, et plus particulièrement le droit externe, ait pu atteindre une région plus postérieure de l'orbite. En outre, les Polyptéridés ne possèdent ni septa interorbitaire, ni barre sous-oculaire. La paroi latérale de la cavité crânienne est soudée sur le bord latéral des trabécules. Comme ceux-ci sont très écartés l'un de l'autre dès leur apparition, il ne peut se former d'ébauche mésenchymateuse correspondant à un septa interorbitaire transitoire, comme HOLMGREN (1943, p. 152, fig. 69) en a trouvé un sur les embryons d'*Amia* de 10,6 mm. Dans ces conditions, la possibilité d'existence de rudiments de myodome à un stade très précoce et non encore décrit du développement des *Polypterus* ne peut être retenue. D'autant plus que le myodome est toujours de formation relativement tardive, même chez les formes qui, à l'état adulte, en possèdent un typique. Au cours de l'ontogénèse de *Salmo salar*, par exemple, HOLMGREN distingue trois stades successifs : un premier sans myodome, un deuxième où le compartiment dorsal seul est formé pour les muscles droits externes, et enfin un stade où le myodome avec ses deux compartiments est constitué. En résumé, « chez les Téléostéens et les Poissons ganoïdes, le développement du crâne débute généralement par un stade platybasique qui, toutefois, évolue bientôt en un stade tropibasique » (HOLMGREN, 1943, p. 167). Il en était probablement de même chez les formes primitives, le myodome se formant à un stade du développement embryonnaire relativement tardif. On comprend alors que, dans certaines lignées, l'exagération du platytrabisme du crâne aux premiers stades de l'ontogénèse, la diminution de volume de l'œil, et la régression des muscles droits correspondants, aient entraîné la disparition progressive du myodome. Un tel phénomène se serait produit plusieurs fois au cours de l'évolution des Actinoptérygiens, notamment dans la lignée des Siluriformes, après la différenciation de l'appareil de Weber.

Il résulte des remarques précédentes que l'absence de toute trace de myodome, même rudimentaire, sur les embryons de Polyptéridés, ne constitue pas un

argument contre l'hypothèse de la disparition de cette structure au cours de la phylogénèse. En d'autres termes, l'absence de myodome ne s'oppose pas à ce que les Polyptéridés proviennent d'une forme primitive ayant possédé des yeux de grande taille et un myodome fonctionnel du type palæoniscoïde.

Pour DE BEER, le fait que le nerf profond et le nerf oculo-moteur sortent du crâne par le même orifice serait l'indice de remaniements dans la paroi latérale du chondrocrâne consécutifs à la disparition du myodome. En effet, chez les Vertébrés dont le crâne a toujours été dépourvu de myodome, les Sélaciens par exemple, l'orifice du nerf oculo-moteur est situé devant la *pila antotica*, et l'orifice du nerf profond derrière. Mais la disposition caractéristique des Polyptéridés se retrouve aussi chez certains Téléostéens modernes. En outre, STENSIÖ, examinant à ce point de vue les Saurichthyidés, déclare : « Il semble évident que l'on doive prendre sérieusement en considération la possibilité que le *ramus ophthalmicus profundus* et le *nervus oculomotorius* aient traversé la paroi crânienne par le même canal. » NIELSEN a critiqué cette opinion, mais il reconnaît que, dans le cas de *Boreosomus*, le nerf profond accompagnait probablement le nerf oculo-moteur, car il ne lui correspond aucun canal particulier. En fait, parmi les Actinoptérygiens, l'orifice de sortie du nerf profond peut occuper une position variable, entre celui du nerf oculo-moteur et celui du nerf trijumeau. Mais cette variabilité en elle-même n'implique aucun remaniement architectural de la paroi crânienne.

V. Cavité faciale et canal jugulaire

Les modifications structurales du neurocrâne des Vertébrés inférieurs, au voisinage des orifices de sortie du nerf trijumeau et du nerf facial, ont fait l'objet d'études très approfondies de la part d'ALLIS. Les conclusions générales de cet auteur ont été confirmées par les travaux récents des anatomistes et des embryologistes. La disposition typique la plus simple est celle réalisée chez les Sélaciens. Le *foramen trigeminum* et le *foramen faciale* sont séparés l'un de l'autre par une commissure préfaciale. Les ganglions des deux nerfs correspondants et celui du nerf acoustique sont logés dans une dépression interne de la paroi cartilagineuse du crâne, entre celle-ci et la *dura mater*. Ce recessus trigemino-acoustico-facial est donc extracranien et intramural. Au début de l'ontogénèse, la veine jugulaire ou *vena capitis lateralis*, longe extérieurement la capsule otique et passe au-dessus de la barre sous-oculaire (subocular shelf). Plus tard, et dans la plupart des cas, elle est enfermée dans un canal jugulaire formé par la soudure au chondrocrâne de la commissure latérale. Selon DE BEER (1926), ce canal résulterait de la croissance vers le haut de la partie caudale de la barre sous-oculaire, devant, derrière ou de part et d'autre du nerf palatin. Devant, il peut s'agir d'une apophyse basitrabéculaire ; derrière, d'une apophyse postpalatine. La commissure latérale serait donc une structure appartenant au neurocrâne, et le canal jugulaire une cavité intramurale.

HOLMGREN (1943) s'est élevé contre cette opinion. Il a montré que la commissure latérale est en réalité d'origine viscérale. Son incorporation à la paroi latérale du neurocrâne doit être considérée comme secondaire, quoique s'effectuant à un stade très précoce de l'ontogénèse. Il se développe en effet, aux dépens du palato-carré des Sélaciens, deux apophyses otiques : le *processus oticus internus* et le *processus oticus externus*. Le premier se détache au stade d'ébauche mésenchymateuse et se fusionne à la paroi latérale de la capsule otique, au-dessus et au-dessous de la veine jugulaire. Ces conclusions peuvent être étendues à l'ensemble des Téléostomes, de sorte que la commissure latérale des Poissons doit être considérée comme une structure viscérale, et le canal jugulaire comme une cavité extramurale.

La cavité trigémino-faciale des Téléostéens présente une disposition différente de celle des Sélaciens. Il n'existe pas de commissure préfaciale et l'orifice de sortie commun au nerf trijumeau et au nerf facial est un *foramen prooticum*. Le ganglion de Gasser et le ganglion géniculé sont logés dans un recessus interne de la paroi cranienne, comme dans le cas des Sélaciens. Mais, par suite de l'absence de commissure préfaciale, ce recessus ou *pars ganglionaris* communique largement, sur le chondrocrâne embryonnaire, avec le canal jugulaire ou *pars jugularis*. L'ensemble de la *pars ganglionaris* et de la *pars jugularis* constitue la cavité trigémino-faciale. Toute cette région du crâne est envahie ultérieurement par l'ossification du prootique. Dans le cas où la disposition atteint son plus haut degré de spécialisation, le prootique apparaît creusé d'un canal longitudinal que traverse la veine jugulaire. Le nerf trijumeau et le nerf facial émergent dans ce canal. Une lamelle osseuse interne du prootique, entourant ces deux nerfs, peut secondairement séparer la *pars jugularis* de la *pars ganglionaris*.

La commissure préfaciale constitue une structure remarquablement constante car on la trouve dans la plupart des groupes, depuis les Sélaciens jusqu'aux Vertébrés supérieurs. Sa disparition chez les Téléostéens doit être considérée comme secondaire. Il est généralement admis que la cavité trigémino-faciale s'est constituée à la suite de cette disparition, par la réunion du canal jugulaire, cavité extramurale, et du recessus ganglionnaire, cavité intramurale. D'après cette interprétation, lorsqu'il existe un orifice de sortie distinct pour le nerf trijumeau et le nerf facial, condition primitive qui s'observe fréquemment parmi les Actinoptérygiens fossiles, le ganglion géniculé et le ganglion de Gasser devraient être intramuraux, c'est-à-dire logés entre la paroi endocranienne et la *dura mater*. Les Polyptéridés d'une part, *Saurichthys* et *Glaucolepis* d'autre part, montrent au contraire que, phylogénétiquement, les ganglions ont dû émigrer en dehors du neurocrâne, avant la disparition de la commissure préfaciale.

Le nerf trijumeau, branches maxillaire et mandibulaire, et le nerf facial des Polyptéridés, émergent du crâne par deux *foramen* distincts. Le nerf facial, après avoir traversé la cavité interne du labyrinthe, perce transversalement la paroi primaire du neurocrâne. Il passe dans le canal jugulaire, sous la veine jugulaire, et se divise immédiatement en deux branches : le *ramus palatinus* à direction rostrale, et le *ramus hyoideomandibularis* à direction caudale.

Le mode de formation de la commissure latérale des Polyptéridés est mal connu. Sur un embryon de 8 mm., elle ne serait représentée que par deux apophyses cartilagineuses, latérales par rapport à l'orifice de sortie du nerf facial : l'apophyse prootique, dorsale, dirigée vers le bas, est formée à partir de la capsule otique ; l'apophyse postpalatine, ventrale, dirigée vers le haut, est formée au niveau de la jonction entre les trabécules et la plaque basale. La veine jugulaire passe dorsalement par rapport à l'apophyse postpalatine, tandis que la carotide interne passe ventralement. Au stade de 9,3 mm., ces deux apophyses sont soudées l'une à l'autre et constituent dès lors la commissure latérale, ou paroi latérale du canal jugulaire définitif.

Les racines communes du nerf facial deviennent ganglionnaires avant de traverser le *foramen faciale* proprement dit. Les autres fibres deviennent ganglionnaires dès leur entrée dans le canal jugulaire. Le ganglion géniculé est donc situé en partie à l'intérieur du neurocrâne, mais extérieurement à la *dura mater*, en partie dans le canal jugulaire. A l'extrémité antérieure de ce canal, le *ramus palatinus*, encore ganglionnaire, offre un renflement auquel vient se fusionner une branche du nerf glosso-pharyngien. Celle-ci, correspondant à l'anastomose de Jacobson, traverse le canal carotidien du parasphénoïde qui débouche juste au-dessous du canal jugulaire. Le *ramus palatinus* se dirige ensuite vers l'orbite en traversant une cavité assez peu profonde, limitée inférieurement et latéralement par le parasphénoïde, médianement et dorsalement par le cartilage de la capsule otique. Cette cavité que nous appellerons cavité faciale n'est en somme que le prolongement antérieur du canal jugulaire élargi.

Le nerf trijumeau sort du neurocrâne en avant de l'ouverture antérieure de

la cavité faciale, à la limite entre le cartilage de la capsule otique et l'ossification du sphénoïde. Le ganglion du trijumeau est extérieur au neurocrâne, et par suite entièrement situé en dehors de la cavité faciale. Il est séparé du nerf palatin par le *musculus pterygoideus*. Ajoutons que le nerf *ophthalmicus lateralis* possède un orifice de sortie distinct du *foramen trigeminum*, dorsal par rapport à ce dernier. Le ganglion ophtalmique est en partie interne par rapport à la paroi du neurocrâne, en partie externe et situé alors au-dessus du ganglion du trijumeau. L'ensemble de ces deux parties ganglionnaires correspond au ganglion de Gasser.

Les parties ganglionnaires intramurales des racines nerveuses sont peu importantes. En outre, il n'existe aucune dépression sur la face interne de la paroi endocranienne qui puisse être considérée comme un recessus trigémino-facial rudimentaire. Nous pouvons donc conclure que le ganglion de Gasser et le ganglion géniculé des Polyptéridés sont principalement extramuraux.

En ce qui concerne la disposition des nerfs et des ganglions, les Saurichthyidés présentent la plus grande similitude avec les Polyptéridés. La cavité trigémino-faciale de ces derniers est seulement moins vaste et moins profonde. Mais, comme le fait remarquer STENSIÖ (1925, p. 72), il suffit d'imaginer une réduction assez minime de la paroi endocranienne qui forme les limites antérieures ventrale et latérale de la cavité trigémino-faciale des Saurichthyidés pour obtenir une cavité faciale exactement du type *Polypterus*.

D'une façon plus précise, STENSIÖ (1925) aboutit aux conclusions suivantes : un recessus acoustico-trigémino-facial d'où partent les racines du nerf trijumeau, du nerf facial et du *ramus vestibularis acustici* ne s'observe sur la paroi interne du neurocrâne des Saurichthyidés que dans certains cas. Il est probable que la présence d'un tel recessus n'était pas générale. Le nerf facial sortait par un orifice assez étroit, à l'extrémité postérieure de la cavité trigémino-faciale, ou en arrière de celle-ci, c'est-à-dire dans la partie antérieure du canal jugulaire. Dans un seul cas (*S. hamiltoni*, STENSIÖ, 1925, p. 155), le canal du nerf facial a été trouvé subdivisé en deux. L'un des orifices correspondait au nerf facial proprement dit, l'autre aux fibres latérales qui l'accompagnaient. Les deux orifices externes s'ouvrent alors au fond d'une dépression de la paroi médiane de la cavité trigémino-faciale qui devait loger la partie la plus importante du ganglion géniculé. Le canal du nerf trijumeau est nettement séparé de celui du nerf facial et beaucoup plus large. Il débouche en avant ou sur la limite antérieure de la cavité trigémino-faciale. Dans la plupart des cas, il est divisé dans sa partie distale par un sept oblique. Le canal antéro-ventral devait livrer passage au nerf trijumeau proprement dit (*foramen trigeminum*) ; le canal postéro-dorsal au *ramus ophthalmicus lateralis* et au *ramus buccalis lateralis* (*foramen ophthalmicum*). Le ganglion du trijumeau devait se trouver en partie dans la cavité trigémino-faciale, en partie devant ou à l'extérieur de cette cavité, et, au moins dans certains cas, en partie dans la région distale du canal antéro-ventral. Le ganglion ophtalmique devait être situé dorsalement par rapport au précédent, et comme celui-ci débordait largement les limites de la cavité trigémino-faciale.

D'après NIELSEN, *Glaucolepis* montre une ressemblance si grande avec *Saurichthys*, en ce qui concerne le complexe trigémino-facial dans ses rapports avec le neurocrâne, qu'il n'est pas nécessaire de s'y étendre plus longuement. Il n'y a pas de recessus trigémino-facial, de sorte que les ganglions devaient être extérieurs à la paroi primaire du crâne. Le *foramen trigeminum* est distinct du *foramen faciale*, le premier s'ouvrant largement dans la partie antérieure de la cavité trigémino-faciale, le second plus étroit au fond de cette cavité. Le ganglion géniculé devait être situé dans la cavité trigémino-faciale. Celle-ci est plus étendue vers l'avant que celle de *Saurichthys*. Néanmoins, étant donné la position du *foramen trigeminum*, il est possible que le ganglion de Gasser ait été situé en partie à l'extérieur de la cavité trigémino-faciale.

Des descriptions moins précises ou incomplètes ont été données de la cavité trigémino-faciale de *Boreosomus* (NIELSEN, 1942, p. 311), *Perleidus* et *Ospia* (STENSIÖ, 1932), *Australosomus* (PIVETEAU, 1934 b), *Birgeria* (STENSIÖ, 1921),

Palaeoniscidés A et B (WATSON, 1925, 1928 ; STENSIÖ, 1932 ; HOLMGREN et STENSIÖ, 1936). La disposition est en tout comparable à celle que présentent *Polypterus* parmi les genres vivants, *Saurichthys* et *Glaucolepis* parmi les genres fossiles. Mais le volume de la cavité où débouche antérieurement le canal jugulaire varie d'importance. En fait, on observe tous les intermédiaires entre la vaste et profonde cavité trigémino-faciale de *Glaucolepis* et la cavité faciale de *Polypterus*.

Pour conclure, nous sommes conduits à admettre que les Actinoptérygiens primitifs possédaient d'une façon constante une commissure préfaciale bien développée. Mais le recessus ganglionnaire intramural typique, comme les Sélaciens en possèdent un, est nettement réduit et dans la plupart des cas a même disparu. Les ganglions géniculé et de Gasser se trouvent principalement à l'extérieur de la paroi primaire du neurocrâne. Ils occupent alors une cavité plus ou moins vaste qui se développe à l'extrémité antérieure du canal jugulaire. Le ganglion de Gasser, toujours devant le ganglion géniculé, est souvent, en grande partie ou totalement, à l'extérieur de cette cavité trigémino-faciale.

Les Actinoptérygiens plus évolués, *Acipenser*, *Amia*, *Lepisosteus*, Téléostéens, diffèrent de ce type primitif par la disparition de la commissure préfaciale. Le ganglion de Gasser et le ganglion géniculé ont alors tendance à reprendre une position intramurale et un recessus ganglionnaire réapparaît. Mais ce dernier ne serait pas homologue du recessus acoustico-trigémino-facial des Sélaciens, la distinction portant morphologiquement sur la présence ou l'absence de commissure préfaciale. Les Téléostéens ne posséderaient donc qu'une *pars ganglionaris secundaria* lorsqu'une lamelle osseuse interne du prootique remplace la paroi primaire du neurocrâne.

VI. Labyrinthe et fosse de Bridge

Le labyrinthe membraneux comprend le *sacculus*, l'*utriculus* et les trois canaux semi-circulaires antérieur, externe ou latéral et postérieur. L'ensemble est logé dans une cavité du neurocrâne qui occupe la plus grande partie de la région otique, et correspond à la capsule auditive embryonnaire. Cette cavité communique largement avec la cavité cranienne.

Le *sacculus* des Polyptéridés est de grande taille. Il occupe la région ventrale et médiane de la cavité interne du labyrinthe. ALLIS (1922, p. 196) signale une légère crête transversale, séparant ventralement cette cavité sacculaire en deux parties : l'antérieure correspond au *sacculus* proprement dit, la postérieure à la *lagena*. Toutefois, il n'existe pas de diverticule caudal au *sacculus*, de sorte que, en réalité, la *lagena* n'est pas différenciée. Ce caractère est commun à tous les Actinoptérygiens, sauf les Téléostéens. La *macula lagenae*, innervée par le *ramus cochlearis acustici* (VIII postérieur), existe, ainsi que l'otolithe correspondant ou *asteriscus*. La partie antérieure du *sacculus* présente une autre tache nerveuse, la *macula sacculi*, innervée par le *ramus vestibularis acustici* (VIII antérieur) et un otolithe ou *sagitta*.

L'*utriculus*, situé médianement par rapport au *sacculus*, s'étend beaucoup plus que celui-ci vers l'avant et vers l'arrière. On peut y distinguer trois parties : la partie présacculaire forme un cul-de-sac antéro-latéral par rapport au *sacculus*, le *recessus utriculi*. Dans ce cul-de-sac, dont la paroi présente une *macula* innervée par le *ramus vestibularis*, se trouve un petit otolithe ou *lapillus*. Les deux canaux semi-circulaires antérieur et latéral partent du *recessus utriculi*. La partie supra-sacculaire de l'utricule se prolonge vers le haut par le *sinus utriculi superior*, où débouchent les extrémités des trois canaux semi-circulaires. Enfin, la partie post-sacculaire de l'utricule s'étend caudalement jusqu'au point de départ du canal semi-circulaire postérieur. RETZIUS (1881), chez les *Polypterus bichir* et les *Calamoichthys* adultes qu'il a examinés, n'a pas trouvé de communi-

cation utriculo-sacculaire. Mais ALLIS, sur un *P. senegalus* de 75 mm., a reconnu l'existence d'un étroit canal entre la base du *sinus utriculi superior* et la paroi médiane du *sacculus*, près du point de départ du *ductus endolymphaticus*. Sur *P. senegalus*, au stade de 46 mm., j'ai retrouvé cette communication. Mais les parois du *sacculus* et de l'*utriculus* étant accolées à ce niveau, il s'agit d'une simple perforation de la paroi commune. Le *ductus endolymphaticus* est un tube dirigé d'abord verticalement et se terminant par un renflement en cul-de-sac, le *sacculus endolymphaticus*, rabattu au-dessus du cerveau moyen. Le *ductus endolymphaticus* ne s'ouvre donc pas à l'extérieur. Il lui correspond seulement une légère dépression à la surface interne du neurocrâne. Sur aucun des Actinoptérygiens fossiles dont le labyrinthe ait été étudié, on n'a trouvé trace de *ductus endolymphaticus*. Par contre, *Acipenser gyldestaedi* possède un canal endolymphatique, qui s'ouvre à la surface externe du neurocrâne, entre les coins postérieurs des deux orbites (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, p. 436).

Les trois canaux semi-circulaires présentent à leur point de départ un renflement ou ampoule, sur la paroi de laquelle se trouve une tache nerveuse. Le canal latéral des Polyptéridés, très long, forme une boucle, logée à l'intérieur de celle du canal postérieur, avant de déboucher dans le *sinus utriculi superior*. Chez les formes fossiles, au contraire, il est entièrement latéral au plan vertical du canal postérieur, soit qu'il débouche à la base du *sinus utriculi* comme dans le cas de *Glaucolepis*, soit qu'il débouche plus en arrière, juste devant l'ampoule postérieure, comme c'est le cas de *Perleidus*, *Ospia* ou *Saurichthys*.

Le labyrinthe des Polyptéridés s'ouvre dans la cavité crânienne, l'*utriculus* étant appliqué le long du cerveau, là où se détachent les branches antérieure et postérieure du nerf acoustique. Le nerf facial (VII) proprement dit pénètre dans le labyrinthe avec le *ramus vestibularis acustici*. Il passe sous le *recessus utriculi* et traverse la paroi du neurocrâne pour émerger dans le canal jugulaire. Le glosso-pharyngien pénètre aussi dans le labyrinthe, avec le *ramus cochlearis acustici*. Il passe sous la partie postsacculaire de l'*utriculus* et perce la paroi crânienne un peu en avant de l'ampoule postérieure. Enfin, le *ramus oticus lateralis* traverse lui aussi la cavité du labyrinthe, latéralement au canal semi-circulaire antérieur.

À part quelques détails d'importance relativement minime, le labyrinthe des Polyptéridés est donc d'un type actinoptérygien primitif tout à fait comparable à celui des Acipenséridés, d'*Amia* et de *Lepisosteus* (RETZIUS, 1881). Le labyrinthe des formes fossiles n'est connu que par des moulages de la cavité interne : comme les organes membraneux étaient d'un volume moindre, certains détails concernant ces organes ne peuvent être connus. Les moulages donnent cependant une représentation assez exacte des labyrinthes membraneux. Toutes les espèces étudiées à ce point de vue, appartenant aux genres *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 55-58), *Boreosomus* (*id.*, p. 300-301), *Palaeoniscidés* A du Kansas (WATSON, 1925, p. 844), *Perleidus* (STENSIÖ, 1932, p. 200-202), *Ospia* (*id.*, p. 238-241), *Saurichthys* (STENSIÖ, 1925, p. 30-33), présentent une structure uniforme et du même type que celle des Polyptéridés.

Les Polyptères possèdent les trois otolithes typiques des Actinoptérygiens. Le *lapillus*, très petit dans le *recessus utriculi* ; la *sagitta* non allongée dans la partie postérieure du *sacculus* ; l'*asteriscus*, le plus long, dans la partie antérieure du *sacculus*. D'après SHEPHERD (1910), les otolithes de *P. senegalus* et de *Calamoichthys calabaricus* présentent la plus grande similitude avec ceux d'*Amia calva*. Des otolithes solides ont été signalés chez divers Palaeoniscoïdes (FRITSCH, 1895, p. 126, pl. 122, fig. 1, 3, 4, 5 ; TRAQUAIR, 1910, p. 127), notamment *Palaeoniscus freieslebeni* (HENNIG, 1915, p. 52-55). NIELSEN a trouvé des restes d'otolithes dans les cavités sacculaires droite et gauche de *Glaucolepis*. Ces restes sont assez mal conservés. Ce sont de petits corps de forme irrégulière, formés d'un tissu lâche ou poreux dont la nature n'a pu être étudiée exactement. Dans le labyrinthe d'*Australosomus* existe un otolithe sacculaire bien développé (STENSIÖ, 1932, p. 169, pl. 29, fig. 2 ; PIVETEAU, 1934 b, p. 17). Par contre, aucun vestige d'otolithe

solide n'a pu être décelé dans la cavité interne de l'oreille des genres *Ospia*, *Perleidus*, *Boreosomus* et *Saurichthys*. Il est possible qu'ils aient disparu à la fossilisation, à cause de leur faible cohésion. Les otolithes des Elasmobranches, en effet, sont formés de particules de carbonate de calcium réunies par une substance organique. Chez les Acipensérîdés, cette masse présente une consistance plus grande, mais demeure friable. Elle ne devient solide que chez les formes évoluées, comme *Amia*, *Lepisosteus* et les Téléostéens.

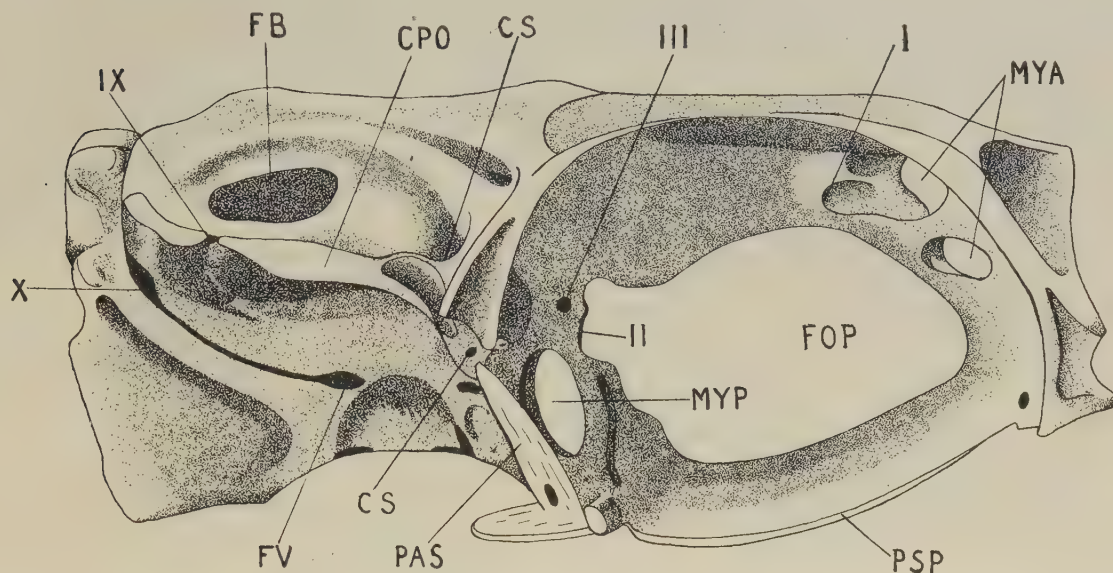


FIG. 21. — *Boreosomus piveteaui*. Neurocrâne (d'après NIELSEN, 1942).

- CPO, crête parotique.
- CS, canal spiraculaire.
- FB, fosse de Bridge.
- FOP, fenêtre optique.
- FV, fontanelle vestibulaire.
- MYA, myodome antérieure.
- MYP, myodome postérieure.
- PAS, processus ascendens du parasphénoïde.
- PSP, parasphénoïde.
- I, foramen olfactorium evehens.
- II, foramen opticum.
- III, foramen du nerf oculomoteur.
- IX, foramen du nerf glossopharyngien.
- X, foramen du nerf vague.

Les Palaeoniscidés du Kansas, *Glaucolepis*, *Boreosomus*, *Birgeria*, *Ospia*, *Perleidus*, *Saurichthys* et *Australosomus*, c'est-à-dire tous les Actinoptérygiens paléozoïques et triasiques dont le neurocrâne est actuellement connu, possèdent une fosse de Bridge (Fig. 21). On désigne sous ce nom une dépression latéro-dorsale de la surface du neurocrâne dans la région otique qui s'étend de l'apophyse postorbitaire à l'extrémité caudale de la capsule otique. Cette fosse paire est limitée latéralement par la crête parotique, et médianement par un bourrelet correspondant aux parties supérieures des canaux semi-circulaires antérieur et postérieur. On peut y distinguer deux divisions : une antérieure, au fond de

laquelle débouchent le canal spiraculaire et le canal du *ramus oticus lateralis* ; une postérieure, à l'extrémité caudale de laquelle s'ouvre le canal du *ramus posttemporalis*. Cette seconde division de la fosse s'enfonce souvent très profondément dans l'espace situé entre le canal semi-circulaire postérieur et le canal semi-circulaire latéral. Chez *Glaucolepis* et *Boreosomus*, elle communique avec la cavité cranienne à travers la paroi latérale du neurocrâne, au centre de l'arc formé par le canal postérieur. Cette ouverture n'était pas comblée de cartilage du vivant de l'animal. D'après NIELSEN, une communication identique aurait existé chez *Rhadinichthys*, les Palaeoniscidés A et B et *Perleidus*. Il s'agit probablement là d'un caractère primitif des Actinoptérygiens. Dorsalement, la fosse de Bridge était entièrement close par les os dermiques et la musculature du tronc ne pouvait y pénétrer. ALDINGER (1932, p. 16-17, fig. 2) a décrit un fragment d'Eugnathidé sur lequel s'observe un canal traversant la paroi latérale du neurocrâne à l'intérieur de l'arc formé par le canal semi-circulaire postérieur. La disposition est identique à celle de *Glaucolepis*, et il s'agit très probablement de la partie profonde de la fosse de Bridge. D'après le même auteur, cette cavité aurait livré passage à un nerf électrique, issu d'une expansion latérale du myelencéphale, à laquelle il donne le nom de lobe électrique. Mais cette interprétation est purement hypothétique. Il apparaît prématuré de former la moindre conjecture sur le rôle de la fosse de Bridge et la nature des organes qui y étaient primitivement logés.

Parmi les Actinoptérygiens modernes, seuls *Acipenser* et *Polyodon* présentent sur le toit de la région otique une dépression homologue de la fosse de Bridge (STENSIÖ, 1925, p. 25). Dans le cas de *Polyodon*, il existe en outre une communication entre cette fosse de Bridge et la cavité cranienne (BRIDGE, 1878, p. 694-696, pl. 57). Cette communication présente les mêmes relations par rapport au labyrinthe que chez *Glaucolepis*. Sur les *Acipenser*, on trouve également un canal qui pénètre dans le cartilage du neurocrâne, mais ne le traverse pas complètement. C'est probablement la croissance hypertrophique du tissu cartilagineux, caractéristique des *Acipenser*, qui a causé l'oblitération de la communication primitive entre ce canal et la cavité interne du chondrocrâne. La fosse de Bridge des formes modernes est remplie de tissu conjonctif et de tissu adipeux. Elle ne possède aucune relation avec la musculature du tronc. Cette dernière n'atteint d'ailleurs pas la région otique, ni même la moitié antérieure de la région occipitale. Elle est insérée seulement sur la face caudale du crâne, derrière l'apophyse crânio-spinale, c'est-à-dire sur la partie phylogénétiquement la plus récente du néocrâne. On peut donc en déduire que, primitivement, la musculature somatique s'étendait davantage vers l'avant, mais rien ne permet de supposer qu'elle ait jamais occupé une partie de la fosse de Bridge.

L'os otique des Polyptéridés présente latéralement deux crêtes longitudinales. Immédiatement au-dessus de la dépression jugulaire, qui fait suite au canal jugulaire, se trouve la crête opisthotique (ALLIS, 1922, p. 219). Cette crête se prolonge caudalement par une apophyse très développée. Elle est surmontée d'une autre crête osseuse, moins longue, mais plus saillante. Cette dernière, qui est située au niveau du canal semi-circulaire latéral, est par suite l'homologue de la crête parotique (*crista parotica*, DE BEER, 1937, p. 405). Entre ces deux crêtes osseuses s'insèrent les muscles *adductor hyomandibularis*, *adductor operculi* et *levator arcuum branchialium*. Médialement, à la crête parotique, il n'existe pas de fosse de Bridge. Par ce caractère, les Polyptéridés se rapprochent des Actinoptérygiens modernes autres que les Acipenséridés. Nous sommes conduits à admettre qu'il s'agit d'une disparition phylogénétiquement secondaire, car elle ne s'était pas encore produite chez les Subholostéens, *Perleidus* et *Ospia* par exemple, que l'on considère avec raison comme les ancêtres des Holostéens et des Téléostéens modernes.

La figure 22 représente une coupe transversale de la région postérieure du neurocrâne d'un *Polypterus senegalus* de 46 mm. On voit que l'emplacement qui correspondrait à la division postérieure de la fosse de Bridge est indiqué par une

dépression légère, au-dessous du canal sensoriel infraorbitaire, parallèlement à la crête parotique. Le canal semi-circulaire latéral, qui forme une boucle, est situé, par rapport à l'ensemble du labyrinthe, nettement plus haut que chez les formes fossiles. Cette disposition particulière ne laisse aucune place pour la formation d'une dépression profonde comme il en existe chez les *Palaeoniscoïdes* et les *Subholostéens*. On remarque, en outre, que l'extrémité antérieure de la musculature du tronc est médiane par rapport au canal semi-circulaire postérieur. Elle

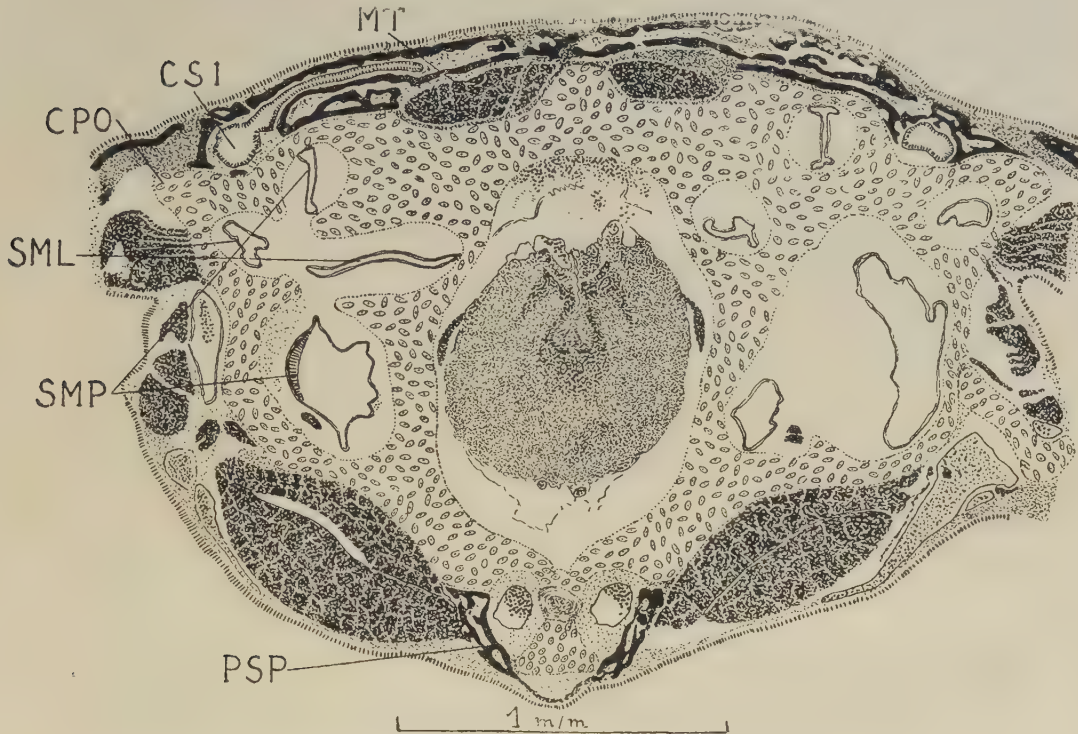


FIG. 22. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Coupe transversale de la région otique postérieure du neurocrâne. La fosse de Bridge, si elle existait, se trouverait au-dessous du canal sensoriel infraorbitaire.

- CPO, crête parotique.
- CSI, canal sensoriel infraorbitaire.
- MT, musculature du tronc.
- PSP, parasphénoïde.
- SML, canal semi-circulaire latéral.
- SMP, canal semi-circulaire postérieur.

est logée dans une dépression du toit du neurocrâne qui n'a pas la situation topographique d'une fosse de Bridge.

Sur les crânes d'Actinoptérygiens fossiles, il existe toujours un canal spiraculaire. Le diverticule pharyngien correspondant s'ouvrait probablement à l'extérieur, près du bord latéral du dermoptérotique (intertemporo-supratemporal) qui recouvrait la fosse de Bridge. Le spiraculum d'*Acipenser* est de même ouvert à l'extérieur. Chez *Amia* et *Lepisosteus* par contre, le diverticule pharyngien qui remonte dans un canal spiraculaire, est aveugle et contient seulement un organe sensoriel de Wright (WRIGHT, 1885) (GOODRICH, 1930, p. 756, fig. 733). L'absence

de spiraculum fonctionnel, c'est-à-dire ouvert, est certainement un caractère secondaire, et il coïncide avec la disparition de la fosse de Bridge. Ontogénétiquement, le canal spiraculaire résulte d'un prolongement de la crête parotique qui passe latéralement au spiraculum et se soude à l'apophyse postorbitaire. Ce mode de formation s'observe sur les embryons d'*Amia*, entre les stades de 10 et 14 mm. (DE BEER, 1937, p. 99). Chez *Polypterus*, par contre, la crête parotique ne se développe pas latéralement au spiraculum. Elle ne s'étend même pas au-dessus de la face articulaire où s'appuie la tête de l'hyomandibulaire. A la place du canal spiraculaire existe seulement une dépression de la paroi crânienne, profonde et largement ouverte latéralement, très apparente lorsqu'on regarde un crâne de Polyptère en vue dorsale.

Il semble donc que la fosse de Bridge ait disparu dans la lignée des Polyptéridés par suite de deux phénomènes distincts : 1) le comblement de la division postérieure de la fosse, conséquence de la disposition particulière des canaux semi-circulaires ; 2) l'ouverture latérale du canal spiraculaire et de la division antérieure de la fosse, conséquence du non développement vers l'avant de la crête parotique. Nous verrons que le revêtement d'os dermiques de cette région présente des caractères très particuliers et évidemment secondaires, tels que l'enfoncement du dermosphénotique et le développement d'une série d'ossetes spiraculaires. Il est probable que ces caractères sont apparus en même temps que les transformations de la région sous-jacente du neurocrâne, c'est-à-dire en même temps que la disparition de la fosse de Bridge.

VII. Relations entre les artères et le neurocrâne

Typiquement, les embryons de Vertébrés inférieurs sont pourvus de six paires d'arcs aortiques, reliant le tronc artériel ventral à l'aorte dorsale. Ces arcs aortiques passent en avant de chacune des six évaginations pharyngiennes, dont la première correspond au spiraculum. Toutefois, dans le cas des Polyptéridés, le sixième diverticule pharyngien (cinquième fente branchiale adulte) n'apparaît pas. D'autre part, le spiraculum reste largement ouvert, même à l'état adulte. Enfin, une importante particularité consiste dans l'absence complète du premier arc aortique embryonnaire, et des structures qui en dérivent, notamment de la pseudobranchie et de l'artère pseudobranchiale.

Au stade le plus précoce qui ait été décrit par KERR (1907, p. 253, fig. 67), une seule paire d'arcs aortiques est présente. Comme elle correspond aux branchies externes déjà bien ébauchées à ce stade, il est certain qu'il s'agit de l'arc hyoïdien ou deuxième arc embryonnaire. Le développement ultérieur du système artériel n'a pas été décrit. Mais, étant donné que les arcs aortiques apparaissent toujours successivement de l'avant vers l'arrière, on peut en conclure que le premier ne s'ébauche même pas. ALLIS (1922, p. 265) a décrit une petite artère médiane peu importante, prolongeant antérieurement le tronc artériel ventral et qui se termine par une pointe aveugle. Ce diverticule artériel étant morphologiquement antérieur à l'artère afférente hyoïdienne pourrait être pris pour un vestige du premier arc aortique. Mais en réalité, il s'agit d'une structure qui apparaît seulement sur les adultes, et par conséquent sans rapport avec les arcs embryonnaires. ALLIS n'en a pas trouvé trace au stade de 75 mm., ni moi-même au stade de 46 mm.

Les Actinoptérygiens possèdent en général une artère pseudobranchiale qui se jette dans la carotide interne. Parmi les formes fossiles, son passage est indiqué, en avant du *processus basipterygius*, par un canal conduisant dans le canal de la carotide interne, et par une encoche dans le bord du parasphénoïde (*Glaucolepis*, NIELSEN, 1942, p. 66 ; *Boreosomus*, *id.*, p. 307 ; *Palaconiscidæ* A, WATSON, 1925 ; *Perleidus*, STENSIÖ, 1932, p. 204 ; *Ospia*, *id.*, p. 244 ; *Broughia*, *id.*, p. 213). L'artère efférente pseudobranchiale des Saurichthyidés passait à travers le plan-

cher du crâne par le même canal que la carotide interne (STENSIÖ, 1925, p. 40). L'absence totale d'artère pseudobranchiale, dans le cas des Polyptéridés, est évidemment un caractère secondaire.

L'aorte dorsale des Polyptéridés traverse la région postérieure du neurocrâne par un canal aortique. L'entrée de ce canal s'ouvre sur la face ventrale de l'occipital, entre les deux extrémités latéro-caudales du parasphénoïde. L'orifice antérieur est situé à la limite, entre l'ossification occipitale et le cartilage de la région otique. Il est entièrement caché par le parasphénoïde. A sa sortie du canal aortique, l'aorte se divise en deux branches. Chacune reçoit les artères efférentes du premier arc branchial et de l'arc hyoïdien. Elle mérite dès lors le nom de carotide commune et traverse la base du *processus ascendens* du parasphénoïde par le canal carotidien. Dans la cavité faciale, la carotide commune se divise en carotide interne et carotide externe. Quant aux artères efférentes des arcs branchiaux 2, 3 et 4, elles se jettent dans l'aorte dorsale en arrière du point où celle-ci pénètre dans le canal aortique (Fig. 53).

Les Palaeoniscoïdes (WATSON, 1925, 1928 ; NIELSEN, 1942), les Subholostéens, Perléidés, Ospiidés (STENSIÖ, 1932), et même certaines formes plus évoluées comme *Leptolepis bronni* (RAYNER, 1937, fig. 8) possèdent un véritable canal aortique identique à celui des Polyptéridés. Par contre, il n'est pas sûr que la structure désignée également sous le nom de canal aortique sur le neurocrâne de certains Téléostéens tels que les Salmonidés, soit strictement homologue de la précédente (GOODRICH, 1928). On doit cependant noter qu'à aucun stade du développement, le canal aortique des Polyptéridés n'est entièrement formé sur le chondrocrâne embryonnaire. Sauf à l'extrémité antérieure, où le cartilage entoure complètement l'aorte (MOY-THOMAS, 1933 a ; DE BEER, 1937, pl. 26, fig. 1), la paroi ventrale du canal semble s'ossifier directement (cf. ALLIS, 1922, p. 211-218).

L'aorte de *Glaucolepis* se bifurquait à l'intérieur du canal. A la sortie de celui-ci, chaque branche latérale recevait une artère efférente, qui a été identifiée par NIELSEN (1942, p. 50) comme étant celle de l'arc branchial I. Aucun autre passage n'étant indiqué pour l'artère efférente hyoïdienne, cette dernière devait se jeter dans l'aorte dorsale au même point, ou même dans l'efférente du premier arc. L'artère efférente de l'arc branchial 2 rejoint l'aorte dorsale plus en arrière, par un orifice ventral et médian. Sur le crâne de *Glaucolepis magna*, cet orifice est divisé en deux moitiés, droite et gauche, par une petite travée osseuse longitudinale. Les artères efférentes des arcs 3 et 4 se jetaient dans l'aorte en arrière de la région occipitale du crâne, indépendamment ou après s'être réunies en un tronc commun. Il existe enfin un petit canal débouchant sur la paroi externe de l'occipital, dorsalement à l'orifice de l'artère efférente du deuxième arc. Ce conduit pénètre en direction antéro-médio-latérale dans la paroi du crâne, et communique avec le canal aortique. Son orientation, son petit diamètre et sa position par rapport aux arcs branchiaux montrent qu'il s'agit du passage d'une petite artère secondaire et non d'une artère efférente. La même interprétation est valable pour un canal homologue décrit sur les crânes du Palaeoniscidé A (WATSON, 1925, fig. 14, E. Br. A., STENSIÖ, 1932, fig. 62, a. eff. 4), de *Perleidus* (STENSIÖ, 1932, fig. 59, a. eff.), *Ospia* (id., fig. 73, a. eff.) et *Australosomus* (PIVEAU, 1934 b, fig. 6, ep. 4).

Le canal aortique de *Boreosomus* est plus long que celui de *Glaucolepis*, et s'ouvre antérieurement par un orifice médian impair. Un orifice ventral également médian s'ouvre un peu en arrière du précédent. NIELSEN le considère comme correspondant à l'artère efférente de l'arc branchial 2. Cependant, cette ouverture dans la paroi ventrale du canal aortique étant située au-dessous de la fontanelle vestibulaire, il est probable qu'elle livrait passage à l'artère efférente de l'arc branchial 1. L'artère efférente 2 aurait rejoint l'aorte avant que celle-ci n'ait pénétré dans le canal aortique, comme on l'observe chez les Polyptéridés. La région occipitale des Palaeoniscoïdes est en effet relativement très courte et l'appareil branchial devait s'étendre beaucoup plus loin en direction caudale. Si cette interprétation du système artériel est exacte, chez *Boreosomus*, le Palaeonis-

cidé A, *Australosomus*, *Perleidus*, *Ospia*, *Broughia*, toutes formes dont la face postérieure du crâne est à peu près verticale, les artères efférentes des arcs branchiaux 2, 3 et 4 devaient rejoindre l'aorte en arrière du neurocrâne. Comparé aux précédents, le crâne de *Glaucolepis* présente un allongement de la base de l'occipital qui suffirait à expliquer la présence d'un orifice pour le passage de l'artère du deuxième arc (Comparer fig. 12 et 21).

Le canal aortique d'*Australosomus* est réduit à un profond sillon. PIVETEAU a signalé l'existence au point de bifurcation de l'aorte dorsale d'une échancrure qui se prolonge sur la surface externe de la région otique par deux sillons divergents. Ces derniers correspondraient alors aux artères efférentes hyoïdienne et du premier arc (et non à celles du 2^e et du 3^e arcs) qui se réunissaient en un tronc commun avant de se jeter dans l'aorte. Le canal aortique des Subholostéens, *Perleidus*, *Broughia*, est beaucoup plus court que celui des Palaeoniscoïdes, dont il représente seulement la partie postérieure. Il est impossible dans ce cas de préciser le trajet des artères efférentes. Enfin, *Saurichthys* ne présentait pas de canal aortique. L'aorte passait dans une échancrure de l'extrémité postéro-ventrale de l'occipital, puis sur la face ventrale du parasphénoïde, comme on l'observe également chez les Acipensérédés et les Holostéens modernes.

Le canal aortique est donc caractéristique des Actinoptérygiens primitifs. Dans la plupart des lignées, il tend à régresser. Son existence sur le neurocrâne des Polyptéridés en est d'autant plus significative. Dans le cas d'*Australosomus*, sa paroi ventrale a disparu. Dans le cas des Subholostéens, la réduction qui s'effectue de l'avant vers l'arrière semble corrélative de l'allongement du parasphénoïde. Celui-ci se termine en effet toujours devant l'ouverture antérieure du canal aortique (*Perleidus*, *Broughia*). Chez les Polyptéridés, au contraire, le parasphénoïde recouvre ventralement le canal aortique sur toute sa longueur.

Les relations topographiques entre la carotide commune, la carotide interne et la carotide externe d'une part, la région otique et le parasphénoïde d'autre part, seront examinées en même temps que le parasphénoïde.

Le mode de pénétration de la carotide interne à l'intérieur du crâne est important à considérer. Chez tous les Actinoptérygiens modernes, sauf *Acipenser* et *Polypterus*, elle passe sous les trabécules, c'est-à-dire que son trajet est médian par rapport à la barre trabéculo-polaire. HOLMGREN (1943, p. 23) a élucidé l'apparente anomalie présentée par *Acipenser*. Cet auteur a montré qu'il existe en réalité deux connexions trabéculo-polaires, une médiane et une latérale à la carotide. La médiane se chondrifie la première. Elle est généralement considérée comme représentant le trabécule proprement dit (*Acipenser ruthenus*, stade 2, SEWERTZOV, 1928). Le cartilage s'accroît ensuite vers l'extérieur, de sorte que la carotide, d'abord latérale au trabécule primaire, se trouve un peu plus tard au fond d'une échancrure (*id.*, stade 3). Cette échancrure est en réalité fermée par une bande mésenchymateuse qui se chondrifie ultérieurement. Finalement, la carotide passe donc dans un canal morphologiquement situé entre la partie médiane du trabécule (chondrifiée ontogénétiquement la première) et la partie latérale.

Chez *Amia*, au contraire, la connexion trabéculo-polaire latérale à la carotide interne se forme la première et constitue le véritable trabécule cartilagineux. La connexion médiane reste mésenchymateuse, sauf une apophyse médiane qui se chondrifie sur le bord interne de la barre trabéculaire. Cette apophyse a disparu chez les Téléostéens, sauf les jeunes embryons de *Corydoras*. On doit en conclure, que les trabécules d'*Acipenser* et ceux d'*Amia* n'ont pas exactement la même valeur morphologique. La différence est encore plus grande entre les Téléostéens qui possèdent seulement des trabécules « latéraux », et les Polyptéridés dont les trabécules sont « médians ». Tous ces trabécules dérivent probablement d'un même type primitif, rattaché à la plaque parachordale de part et d'autre de la carotide interne.

VIII. Région occipitale et joint cranio-vertébral

FÜRBRINGER (1897) a montré que le nerf vague divise le crâne en deux régions de valeur différente. Antérieurement se trouve le paléocrâne non segmenté, qui ne s'étend pas au delà des capsules otiques. C'est le seul qui existe chez les Cyclostomes. En arrière du vague se trouve chez les Gnathostomes un néocrâne segmenté, résultant de l'annexion à la région cranienne d'un nombre variable de segments primitivement libres. Le néocrâne protométabère comprendrait en principe un groupe de 7 segments, désignés par les lettres *t, u, v, w, x, y, z*. Mais les plus antérieurs de ces segments auraient pu disparaître progressivement par régression, de sorte que, au cours de l'ontogénèse d'une espèce donnée, il n'est en général possible d'identifier que les derniers. Postérieurement, le néocrâne auximétabère aurait de même compris trois segments, désignés par les lettres *a, b, c*. Le joint cranio-vertébral est représenté par l'articulation entre le corps de la première vertèbre libre ou atlas, et la base de la région occipitale du néocrâne.

La théorie de FÜRBRINGER sur la constitution du crâne, est trop rigoureusement précise, notamment en ce qui concerne le nombre des segments incorporés dans le néocrâne, pour pouvoir être acceptée telle quelle. Des difficultés surgissent en effet pour l'identification des structures segmentaires des Vertébrés inférieurs et en particulier des Actinoptérygiens. Tout d'abord on constate que les somites métotiques les plus antérieurs peuvent disparaître à un stade très précoce de l'embryogénèse, sans donner de myomères. Chez *Amia calva*, les deux premiers sont ainsi transitoires (DE BEER, 1924). Les trois premiers segments de *Lepisosteus* (SCHREINER, 1902), et selon SEWERTZOV (1895), les sept premiers d'*Acipenser* disparaissent de même. Dans ce dernier cas, le nombre si élevé de somites disparus est, sans doute, en relation avec le nombre également considérable d'éléments vertébraux immobilisés par leur soudure à l'extrémité postérieure du crâne (DE BEER, 1937, p. 23). D'autre part, un nombre variable de somites a pu disparaître totalement au cours de la phylogénèse, sans laisser de traces. Il en résulte qu'il est difficile de dire combien de myomères primitifs manquent ; de plus, le premier myomère permanent n'est probablement pas homologue dans les divers groupes d'Actinoptérygiens. La concordance n'est pas plus facile à établir si l'on s'adresse aux nerfs ou aux éléments squelettiques segmentaires, étant admis que les arcs cartilagineux sont intersegmentaires, et correspondent typiquement au nerf occipital dont la racine ventrale est située immédiatement devant.

Sur le crâne des Polyptéridés, le canal du nerf vague passe obliquement entre l'otique et l'occipital. La paroi latérale de ce dernier os est percée de deux canaux, en arrière du canal du vague, et dans un même plan horizontal. L'antérieur livre passage au premier nerf occipital. Le postérieur à la racine ventrale du deuxième nerf occipital (respectivement z_y et a_y selon la nomenclature de FÜRBRINGER). Dorsalement, ALLIS (1922, p. 207) signale un autre canal pour la racine dorsale (a_d), dont l'ouverture est beaucoup plus caudale que celle du canal de la racine ventrale. Je n'ai pas retrouvé ce canal sur les crânes que j'ai examinés. Mais il existe parfois une échancrure sur le bord latéral du *foramen magnum*. La racine dorsale du deuxième nerf occipital peut donc, soit traverser l'occipital, soit passer par le *foramen magnum*. Ontogénétiquement, la *pila occipitalis* se développe entre le premier et le deuxième nerf occipital. Quant au troisième nerf occipital, ses racines dorsale et ventrale percent le bord antérieur du proatlas (arc neural occipital, ALLIS, 1922), c'est-à-dire de l'arc neural libre situé entre l'occipital et l'atlas.

Comparons maintenant *Amia* à *Polypterus*. Chez *Amia*, la paroi occipitale du neurocrâne est percée en arrière du nerf vague par deux nerfs occipitaux, qui sont embryologiquement antérieurs à la *pila occipitalis*. Il semble correct d'admettre l'homologie entre cette structure cartilagineuse et celle de *Polypterus*. Dans

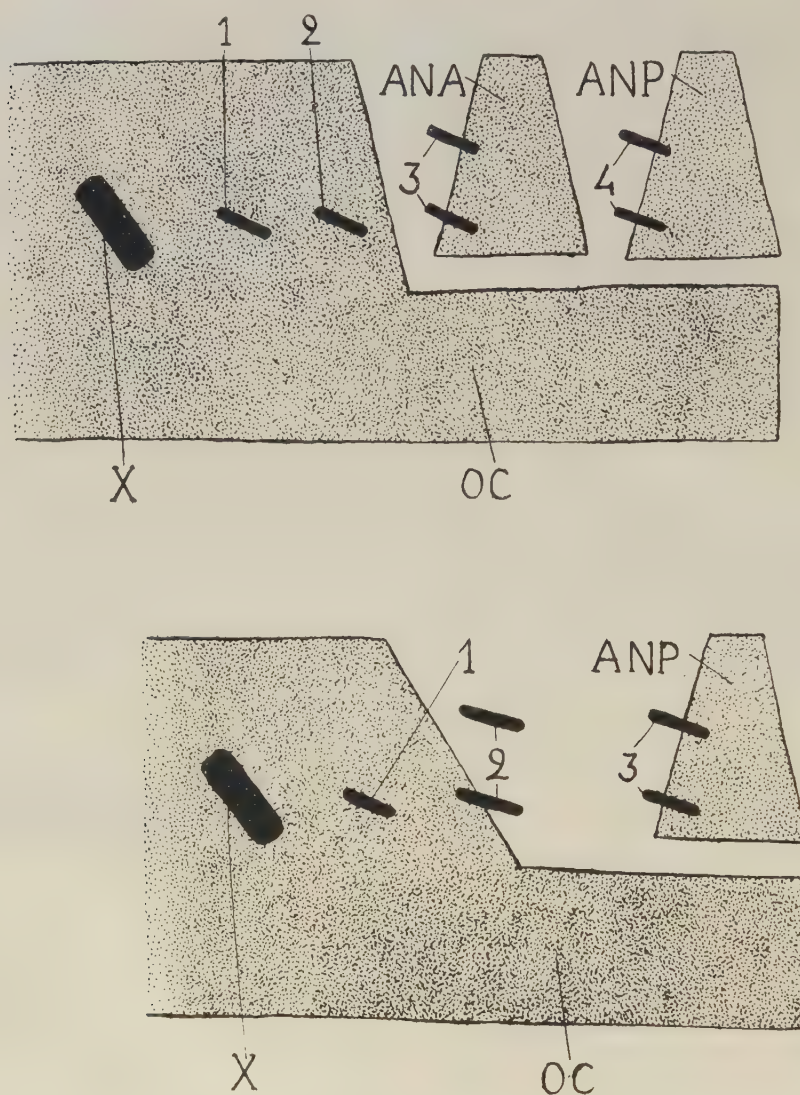


FIG. 23. — Constitution schématique de la région occipitale et du joint cranio-vertébral, chez *Amia* et *Saurichthys* en haut, chez *Polypterus* en bas. Parties squelettiques pointillées ; nerfs en noir.

ANA, arc neural libre antérieur.

ANP, arc neural libre postérieur ou proatlas.

OC, occipital.

X, nerf vague.

1, 2, 3, 4, nerfs occipitaux.

les deux cas, elle se développe comme un arc neural libre, formé de deux moitiés qui se soudent d'une part à la capsule otique, et d'autre part à un prolongement des parachordaux. Or, la *pila occipitalis* de *Polypterus* est précédée d'un seul nerf occipital ne comportant qu'une racine ventrale. Ce nerf correspondrait au deuxième occipital d'*Amia*, qui comprend une racine ventrale accompagnée d'un

ganglion dorsal rudimentaire. Le premier segment métotique d'*Amia* et le premier nerf occipital ne comportant qu'une racine ventrale ne seraient pas représentés chez *Polypterus*. *Amia* possède deux arcs neuraux libres auxquels correspondent les nerfs occipitaux 3 et 4, ayant chacun une racine dorsale et une racine ventrale. Chez *Polypterus*, nous trouvons également deux nerfs occipitaux en arrière de la *pila occipitalis*, mais un seul arc neural, le proatlas, en arrière du troisième nerf occipital. Il est donc homologue de l'arc neural libre postérieur d'*Amia*.

L'homologue de l'arc antérieur aurait disparu chez *Polypterus*. Secondairement, l'ossification de l'occipital aurait entouré la racine ventrale (et sur certains individus la racine dorsale) du nerf occipital correspondant. Si cette interprétation de la région occipitale des Polyptéridés est exacte, le joint cranio-vertébral, c'est-à-dire l'articulation entre l'extrémité postérieure du neurocrâne et la première vertèbre complète libre ou atlas serait identique et homologue au joint cranio-vertébral des Amiidés. Ces derniers, par contre, auraient conservé une disposition plus primitive, parce que plus typiquement segmentée (Fig. 23).

Chez les Saurichthyidés, à la région occipitale du crâne correspondent quatre nerfs occipitaux et deux arcs neuraux libres, comme chez *Amia*. Le premier nerf occipital, derrière le vague, était réduit à une racine ventrale. Le deuxième occipital possédait sans doute une racine ventrale et une racine dorsale. Les troisième et quatrième occipitaux, qui passaient en avant de chacun des arcs libres, comprenaient une racine dorsale et une ventrale. Si les interprétations données par STENSIÖ (1925, p. 18, fig. 3) sont correctes, la région occipitale des Saurichthyidés, au moins ceux du Trias inférieur, était morphologiquement identique à celle d'*Amia*, et composée d'un même nombre de segments.

Il existe donc une concordance certaine entre le néocrâne des Amiidés, des Saurichthyidés et des Polyptéridés, bien que ces trois groupes soient assez éloignés les uns des autres. Le type de joint cranio-vertébral, comprenant typiquement deux arcs neuraux libres, qui les caractérise, ne semble pas être primitif. Les Palaeoniscoïdes, les Subholostéens, Perleidés, Ospiidés et les Pholidopleuridés ont une région occipitale du crâne courte, limitée postérieurement par un plan vertical. Il n'existe aucune expansion caudale de la base du neurocrâne qui ait pu servir de support à deux, ni même à un seul arc neural libre. Malheureusement, chez ces formes, le nombre et la disposition des nerfs occipitaux n'est pas connue, ou l'est trop imparfaitement pour que l'on puisse en déduire une interprétation de la segmentation probable de la région occipitale. Nous pouvons seulement dire que, dans les groupes des Saurichthyidés, des Amiidés et des Polyptéridés, s'est produite au cours de la phylogénèse une annexion de deux vertèbres. Ce phénomène a reculé le joint cranio-vertébral de deux segments par rapport aux formes primitives.

Toutefois, en ce qui concerne les Polyptéridés, il n'y a aucune raison d'admettre que les corps vertébraux correspondants soient réellement incorporés au neurocrâne au cours de l'ontogénèse, car seuls les arcs neuraux apparaissent sous forme d'ébauches cartilagineuses indépendantes. Au stade de 6,75 mm., la *pila occipitalis* est représentée par deux barres cartilagineuses obliques, situées au-dessus de la notochorde, et complètement séparées des parachordaux. Au stade de 9,3 mm., les extrémités antéro-supérieures des deux moitiés de cet arc occipital sont soudées au paléocrâne. Le nerf vague et le nerf occipital 2 passent entre la capsule optique et la *pila occipitalis*, c'est-à-dire dans la *fissura metotica*. A 24 mm., la *fissura metotica* est fermée ventralement par le développement d'une zone cartilagineuse reliant les parachordaux à la base de la *pila occipitalis*, et entourant plus ou moins complètement la notochorde. A 30 mm., avant que l'ossification n'apparaisse, le proatlas est représenté par un cartilage dorsal et un cartilage latéral. Ce dernier, si l'on se réfère aux figures de BUDGETT (1902), est moins développé que les suivants qui correspondent à des vertèbres typiques. Le cartilage ventral manque. A 46 mm., il existe une limite très nette séparant l'ossification du proatlas de celle de l'occipital, juste au-dessous de la base du pleuroïde du proatlas. Comme dans une vertèbre de Polyptère, le corps et l'arc neural sont

toujours soudés l'un à l'autre dès le début de l'ossification, nous devons en conclure que le *centrum* correspondant au proatlas a disparu. Par contre, l'existence d'un supraneural et de pleuroïdes montre que l'arc neural a conservé les caractères d'une demi-vertèbre supérieure typique.

Pour résumer, en arrière de l'arc occipital des Polyptéridés, une vertèbre complète aurait disparu entièrement. Mais le nerf segmentaire correspondant subsiste avec ses deux racines (2^e occipital). La vertèbre suivante aurait perdu seulement son *centrum* entourant la notochorde. Dans la région ainsi libre, la partie occipitale du neurocrâne, d'origine parachordale, s'étend caudalement, de façon à prendre contact avec le *centrum* de l'atlas et à réaliser le joint cranio-vertébral, mécaniquement nécessaire au support et à l'articulation du neurocrâne. Ainsi s'expliquerait cet allongement de la base de l'occipital, tout à fait caractéristique des Polyptéridés.

Chez *Amia* et *Saurichthys*, les deux arcs neuraux libres ont un développement sensiblement identique. Chez *Amia* cependant, il n'existe qu'un seul élément supraneural, qui semble correspondre à l'arc neural postérieur, mais dont la base a glissé vers l'avant, de sorte qu'elle porte à la fois sur les deux arcs neuraux libres. Chez *Amia*, il semble que les *centrum*, qui dans la série vertébrale ne sont pas soudés aux arcs neuraux, soient incorporés au neurocrâne. D'après DE BEER (1937, p. 99) en effet, deux corps vertébraux, portant des arcs neuraux, sont rattachés au crâne, derrière l'arc occipital, dont la base est soudée aux parachordaux, dès le stade de 14 mm.

Examinons maintenant de quelle façon se réalise la soudure entre le palaeocrâne (c'est-à-dire les capsules otiques et les parachordaux) et les éléments squelettiques segmentaires du néocrâne. Nous envisagerons d'abord la question ontogénétiquement, en suivant les stades embryonnaires successifs d'*Amia* et de *Polypterus*, puis phylogénétiquement, en examinant les principaux types adultes d'Actinoptérygiens fossiles.

a) L'arc occipital est entièrement libre, derrière la capsule otique et les parachordaux. Ces deux derniers éléments du neurocrâne embryonnaire sont réunis seulement par la commissure basicapsulaire antérieure; derrière celle-ci se trouve une lacune où passent le nerf glossopharyngien et le nerf vague. Ce premier stade embryonnaire s'observe à 9,5 mm. chez *Amia calva*. Il n'a pas été décrit chez *Polypterus*, mais il est vraisemblable qu'il existe entre 6,75 et 8 mm.

b) L'arc occipital est encore libre, mais la commissure basicapsulaire postérieure est formée. Il existe alors une fenêtre basicapsulaire entre la partie médiane de la capsule otique et les parachordaux. A l'arrière, le nerf vague passe dans la *fissura metotica*. Cette disposition est réalisée chez *Amia* au stade de 10 mm. et chez *Polypterus* au stade de 8 mm.

c) L'arc occipital est réuni au palaeocrâne par ses extrémités supérieure et inférieure. La *fissura metotica* est encore largement ouverte, par contre la fenêtre basicapsulaire est obturée : *Polypterus* 30 mm., *Amia* 19,5 mm. Il est à noter que l'arc occipital se soude aux parachordaux avant de se souder aux capsules otiques dans le cas d'*Amia*, alors que c'est l'inverse pour *Polypterus*.

d) L'ossification se développe dans la région occipitale, et la *fissura metotica* est comblée, à l'exception du canal du nerf vague.

Si, toujours du même point de vue, nous examinons maintenant les crânes des formes fossiles adultes, nous constatons qu'elles se répartissent en trois groupes, selon que la région otique et la région occipitale sont plus ou moins étroitement soudées.

1) Formes possédant une fontanelle vestibulaire communiquant caudalement avec un sillon occipital bien développé : Palaeoniscidés, *Broughia*, *Australosomus*. La fontanelle vestibulaire est une ouverture creusée dans la paroi latérale de la capsule otique, mettant en communication la cavité sacculaire du labyrinthe avec l'extérieur. Elle occupe la même position que la fenêtre basicapsulaire des

embryons d'*Amia* et de *Polypterus*. Il est probable que la fontanelle vestibulaire n'est qu'une fenêtre basicapsulaire embryonnaire persistant à l'état adulte. Son existence semble être un caractère général des Actinoptérygiens primitifs.

WATSON a fait remarquer que, chez les Palaeoniscidés A et B, le tissu osseux entourant la fontanelle est si épais que la cavité devait être remplie par du cartilage ou un tissu conjonctif dense. Par contre, chez *Glaucolepis*, NIELSEN a établi que la partie ventrale était occupée par du cartilage, et la partie dorsale probablement close par une membrane. La fontanelle vestibulaire semble donc résulter d'une simple lacune dans la formation du cartilage et de l'os de la région otique du neurocrâne, exactement de la même façon que les fontanelles dorsales. Ces dernières étaient closes soit par un tissu cartilagineux, soit par un tissu membraneux ; elles correspondaient à une déficience de la paroi endocranienne, mais ne servaient pas à mettre en communication des organes extracraniens avec le cerveau.

La fontanelle vestibulaire est prolongée par un sillon occipital latéral, qui suit le contour inférieur et postérieur de la capsule otique. Il passe au-dessous du canal du glossopharyngien, mais traverse l'orifice de sortie du nerf vague, qui est souvent indiqué par un léger élargissement du sillon. Il en résulte que, au moins dans sa partie postérieure, le sillon occipital est l'homologue de la *fissura metotica* embryonnaire. Dorsalement, les deux sillons occipitaux latéraux peuvent être réunis l'un à l'autre par une fontanelle dorsale postérieure, comme chez les Palaeoniscidés A et B et *Glaucolepis*, ou séparés par un *tectum posterius* comme chez *Australosomus* et *Broughia*. *Boreosomus* offre un cas intermédiaire et présentant des variations assez étendues, signalées par NIELSEN (1942, p. 287). En général, les sillons occipitaux se rejoignent à travers la voûte de l'endocrâne et séparent le *tectum synoticum* du *tectum posterius*. Cette partie médiane du sillon est souvent très étroite, mais dans certains cas s'élargit en une fontanelle dorsale postérieure. Dans d'autres cas, au contraire, il n'y a pas de jonction médiane des deux sillons latéraux.

Comparant les formes primitives du premier groupe aux divers stades embryonnaires décrits précédemment, nous pouvons conclure qu'il ne se formait pas de commissure basicapsulaire postérieure et que la fenêtre basicapsulaire restait en communication avec la *fissura metotica* jusqu'à l'état adulte. Par contre, l'arc occipital est toujours entièrement soudé à la base de la région otique dérivée des parachordaux, et parfois aussi à la voûte postérieure de la région otique. Cette condition adulte primitive est rappelée chez les formes modernes par les stades embryonnaires *a* et *c*, mais n'est reproduite exactement par aucun des deux.

2) Formes ne présentant pas de fontanelle vestibulaire, mais un sillon occipital latéral typique : *Ospia*, *Perleidus*. Le sillon est étroit, mais bien développé, chez *Perleidus*, au-dessus et au-dessous du canal du vague, chez *Ospia* au-dessus seulement. Cette condition adulte est rappelée par le stade embryonnaire *c*.

3) Formes ne présentant ni fontanelle vestibulaire, ni sillon occipital ; *Saurichthys*, Holostéens, la plupart des Actinoptérygiens actuels. La soudure entre l'arc occipital et le paléocrâne est totale, sans aucune ligne de suture apparente lorsque le crâne est entièrement ossifié comme chez *Saurichthys*.

Au premier groupe appartiennent toutes les formes anciennes et primitives actuellement connues, alors que la presque totalité des formes évoluées et modernes rentrent dans le troisième groupe. Le deuxième groupe comprend les Palaeoniscoïdes et les Holostéens. Il y aurait donc un certain parallélisme entre la Palaeoniscoïdes et les Holostéens. Il y aurait donc un certain parallélisme entre la succession phylogénétique des stades adultes et celle des stades embryonnaires chez les descendants, ce qui est conforme à la loi classique de la récapitulation, dont l'application est d'ailleurs très limitée.

Les Clupéidés présentent une anomalie assez curieuse : le glossopharyngien et le vague émergent du neurocrâne par la *fissura metotica*. Il n'y a pas de commissure basicapsulaire, condition qui rappelle celle des formes fossiles primitives.

Ces particularités sont probablement dues à la connexion qui s'établit très tôt au cours de l'ontogénèse entre les organes auditifs et un diverticule de la vessie aérienne (DE BEER, 1937, p. 132-133). Il y aurait dans ce cas persistance d'une condition embryonnaire normalement transitoire chez les autres Téléostéens, et simulant en quelque sorte un retour à la condition ancestrale adulte.

IX. Parasphénoïde

Le parasphénoïde est un os de membrane qui recouvre la face ventrale du neurocrâne dont il ne peut être isolé mécaniquement. Il mérite d'autant mieux d'être étudié avec le crâne qu'il contribue à la formation de la cavité faciale et forme le plancher des orbites et de la fosse hypophysaire. Le parasphénoïde des Polyptéridés s'étend de la région ethmoïdale jusqu'à l'extrémité postérieure de l'occipital. Il se compose d'un corps aplati et de deux *processus ascendens* latéraux. Le corps peut être divisé en deux régions : une antérieure portant sur sa face palatine des dents fines et serrées, et une postérieure, lisse (Fig. 24).

Le parasphénoïde des Polyptéridés est caractérisé avant tout par son allongement. Echancré caudalement, il entoure sur trois côtés l'ouverture postérieure du canal aortique, et ses deux pointes latérales débordent même la limite extrême de l'occipital. Une extension caudale comparable se rencontre seulement chez les Actinoptérygiens modernes et les Saurichthyidés (STENSIÖ, 1925, fig. 18). Le parasphénoïde de *Birgeria* atteignait également l'extrémité postérieure du neurocrâne (STENSIÖ, 1921, p. 175-177). Par contre, celui des autres Palaeoniscoïdes ne dépassait guère le début de la région otique, et se terminait en avant de la bifurcation de l'aorte dorsale. Celui des Perléidés et des Ospiidés était un peu plus long ; il présentait entre les aortes latéro-dorsales une pointe caudale qui atteignait l'ouverture antérieure du canal aortique. Il en résulte que l'allongement du parasphénoïde n'est probablement pas un caractère primitif pour les Actinoptérygiens.

Le crâne des Polyptéridés étant platytrabique, l'espace qui sépare les trabécules embryonnaires persiste sous forme d'une longue fenêtré hypophysaire dans le plancher du neurocrâne. En l'absence de myodome postérieur, l'hypophyse repose directement sur

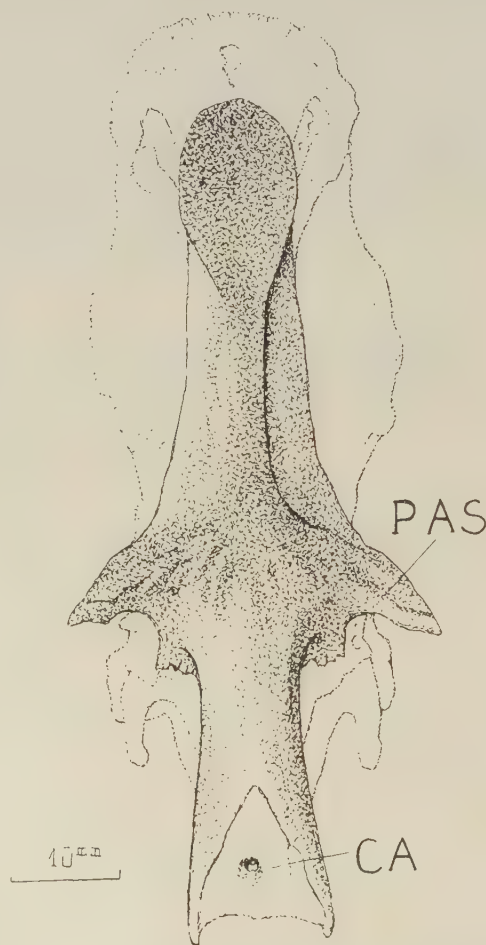


FIG. 24. — *Polypterus endlicheri endlicheri*.
Vue ventrale du parasphénoïde.

PAS, *processus ascendens*.

CA, orifice postérieur du canal aortique.

le parasphénoïde, dont la face dorsale est creusée d'une fossette médiane circulaire entre les ouvertures par lesquelles les veines pituitaires sortent de la fosse hypophysaire. La paroi osseuse qui forme le fond de cette dépression est extrêmement mince, et ALLIS (1922, p. 233) a trouvé le parasphénoïde perforé sur un spécimen adulte de *Polypterus* qui avait longtemps macéré. Par contre, sur les *Calamoichthys* adultes, une communication bucco-hypophysaire existe d'une façon constante (BICKFORD, 1895). On l'observe également sur les jeunes *Polypterus* et elle persiste même assez longtemps puisque BUDGETT (1902) l'a signalée sur un *P. senegalus* de 90 mm., et GÉRARD et CORDIER sur de jeunes *P. weeksi* (1936 b) et sur *P. ornatipinnis* au stade de 150 mm. (1936 a). D'après ces auteurs, sur des coupes sagittales de *P. ornatipinnis*, on reconnaît aisément le canal bucco-hypophysaire, qui est fortement oblique vers l'avant et le bas, rétréci dans son passage à travers le diaphragme osseux du parasphénoïde, et dilaté dans sa région profonde en plusieurs petits diverticules aciniformes qui se continuent directement dans les cordons du lobe glandulaire.

Une communication bucco-hypophysaire existe d'une façon transitoire chez les embryons de Vertébrés. Cette disposition est considérée comme rappelant l'état primitif de l'hypophyse, où celle-ci, par sa partie buccale, fonctionnait à la fois comme glande endocrine et comme glande exocrine. Ayant remarqué que le « corps pituitaire (de *Polypterus*) garde une connexion avec le toit buccal par le moyen d'une hypophyse creuse persistante ou poche de Rathke qui perfore le parasphénoïde », DE BEER (1937, p. 84) ajoute : « Un tel arrangement avec le corps pituitaire logé dans la fosse pituitaire ne pourrait exister chez un Poisson ayant un myodome fonctionnel et dont les muscles oculaires occuperaient l'espace subpituitaire. Si, par suite, comme il semble nécessaire de le croire, *Polypterus* a perdu son myodome, la persistance d'une hypophyse creuse, condition embryonnaire transitoire chez les autres formes, est dans le cas de *Polypterus* un caractère secondaire. » L'hypothèse qui a été proposée dans un paragraphe précédent sur l'origine du myodome, cavité primitivement distincte du canal de la veine pituitaire et de l'espace subpituitaire, permet une autre interprétation. Parmi les formes fossiles, on connaît en effet deux genres chez lesquels un canal bucco-hypophysaire traversait le parasphénoïde à l'état adulte : *Saurichthys* et *Ospia*. Or, ces Poissons possèdent aussi un myodome fonctionnel où pénétraient les muscles droits externes. La paroi ventrale du neurocrâne, dans l'épaisseur de laquelle est creusé le myodome, est alors perforée d'une ouverture, homologue de la fenêtre hypophysaire des Polyptéridés. La fosse hypophysaire elle-même comprend deux parties : une dorsale, communiquant largement avec le myodome dans lequel pénétrait la veine pituitaire ; une ventrale, antérieure au myodome, et qui forme un canal étroit, creusé dans la partie basisphénoïde du neurocrâne, traversant le parasphénoïde et s'ouvrant dans la cavité buccale (Fig. 19 C). La paroi ventrale du myodome d'*Ospia* est mince, et en arrière du canal bucco-hypophysaire, elle était peut-être perforée d'une *fenestra ventralis myodomus*. La lignée des Polyptéridés pourrait provenir d'un groupe de Palaeoniscoïdes ayant possédé un myodome spinal de ce type. La connexion entre la bouche et l'hypophyse à l'état adulte aurait alors pu exister à toutes les étapes de la phylogénèse, sans qu'il soit nécessaire d'invoquer la réacquisition d'une condition ancestrale perdue.

Le parasphénoïde de *Glaucolepis* présente, sur sa face dorsale, une dépression ovale, située sous une ouverture de la paroi ventrale antérieure du myodome (NIELSEN, 1942, p. 72 et 104, fig. 18 B). Il est probable que la cavité myodomique de *Glaucolepis* correspond à la fois au myodome et à la fosse hypophysaire d'*Ospia*, tandis que l'ouverture ventrale correspond à la *fenestra ventralis myodomus* et à l'ouverture interne du canal bucco-hypophysaire. La voûte du myodome de *Glaucolepis* est percée d'une fenêtre hypophysaire et sa paroi postérieure présente un logement pour le *saccus vasculosus*, ce qui prouve que la fosse hypophysaire et le myodome n'étaient pas distincts. La dépression creusée sur la face dorsale du parasphénoïde indique probablement des relations avec la base

de l'hypophyse comparables à celles que l'on observe chez les Polyptéridés. Toutefois, le fond de cette dépression, bien que très mince, n'étant jamais perforé, il n'y avait pas de communication bucco-hypophysaire. En résumé, on trouverait une disposition primitive de l'hypophyse chez les Polyptéridés qui n'ont pas de myodome, chez *Ospia* et *Saurichthys* qui ont un myodome assez réduit comprenant seulement une partie spinale, et chez *Glaucolepis*, dont le myodome est déjà plus étendu puisqu'il comprend une partie spinale et une partie pré-spinale. Chez tous les autres Actinoptérygiens, l'hypophyse n'a plus de relation directe avec le parasphénoïde.

La base du *processus ascendens* des Polyptéridés est creusée d'un canal longitudinal, qui sera appelé ici canal carotidien. En avant du canal aortique, l'aorte latéro-dorsale est logée dans un sillon creusé sur la face ventrale du neurocrâne, et qui est recouvert par la partie postérieure du corps du parasphénoïde. Juste en arrière du *processus ascendens*, elle reçoit les artères efférentes du premier arc branchial et de l'arc hyoïde (épibranchiales des arcs embryonnaires 3 et 2). Devenue carotide commune, elle pénètre alors dans le canal carotidien qui débouche antérieurement dans la cavité faciale, au-dessous du canal jugulaire. Elle est accompagnée durant ce trajet par des rameaux pharyngiens du nerf glossopharyngien et du nerf vague, et par un nerf sympathique. Le *ramus palatinus facialis* et la carotide commune pénètrent donc dans la cavité faciale indépendamment l'un de l'autre.

Sur un crâne de Polyptère adulte, au-dessus de la partie caudale du canal carotidien, on peut voir deux lamelles osseuses recourbées l'une vers l'autre. Elles appartiennent au *processus ascendens* et forment une sorte de cornet, appuyé sur l'os otique et prolongeant postérieurement le canal jugulaire. Le *processus ascendens* présente encore deux autres lamelles osseuses : l'une antérieure, dirigée vers le haut et vers l'avant, rejoint la base de l'autosphénotique ; l'autre, postérieure, dirigée vers le haut et vers l'arrière, vient s'appuyer sur la base de l'otique, au-dessous du canal du glossopharyngien.

Au stade de 46 mm., le *processus ascendens* des Polyptéridés présente une structure beaucoup plus simple (Fig. 25). Il est essentiellement formé de deux lamelles osseuses, une interne et une externe, soudées par leurs bords inférieurs et supérieurs. La lamelle externe, un peu plus développée que l'autre, est pliée le long d'une arête longitudinale, de sorte que le *processus ascendens* en coupe transversale possède une section triangulaire, avec une face médiane, une face ventrale et une face latérale. L'espace compris entre les deux lamelles, rempli de mésenchyme et traversé par la carotide commune, n'est autre que le canal carotidien. On voit clairement à ce stade que c'est la lamelle interne qui s'appuie sur le cartilage du chondrocrâne. Elle recouvre latéralement une partie de la dépression jugulaire et la commissure latérale. Elle remonte quelque peu le long de la paroi cartilagineuse au-dessus de l'ouverture antérieure du canal jugulaire. A cet endroit, la paroi interne du spiraculum repose directement sur le parasphénoïde, mais en aucun point le *processus ascendens* n'est antérieur au canal spiraculaire.

NIELSEN (1942, p. 106-113), étudiant la morphologie des *processus ascendens* des Actinoptérygiens, a été conduit à attacher une importance beaucoup plus grande à leur position par rapport au canal spiraculaire et à la région hypophysaire qu'à leurs relations avec les vaisseaux artériels. Il définit ainsi sans ambiguïté un *processus ascendens anterior* et un *processus ascendens posterior*. Lorsqu'il existe une apophyse basiptérygoïde, ce qui peut être considéré comme un caractère primitif, on trouve toujours un *processus ascendens anterior*. Inversement la régression et l'absence d'apophyse basiptérygoïde s'accompagnent toujours de celles du *processus ascendens anterior* (*Saurichthys*, Acipenséridés, Holostéens, Téléostéens et probablement *Australosomus*). Les Polyptéridés n'ont pas non plus d'apophyse basiptérygoïde. D'ailleurs, si celle-ci existait, elle serait située entièrement en avant du *processus ascendens*. Ce dernier est donc un *processus ascendens posterior* au sens de NIELSEN.

Le *processus ascendens* des Actinoptérygiens est toujours formé d'une

lamelle osseuse, de forme et d'étendue variables, mais directement appliquée sur la paroi du neurocrâne. L'existence de deux lamelles distinctes, au moins aux stades jeunes, et entre lesquelles passe la carotide commune, est tout à fait caractéristique des Polyptéridés.

D'après STENSIÖ (1925, p. 88), la lamelle interne, médiane par rapport à la carotide commune, représenterait le véritable *processus ascendens* primitif,

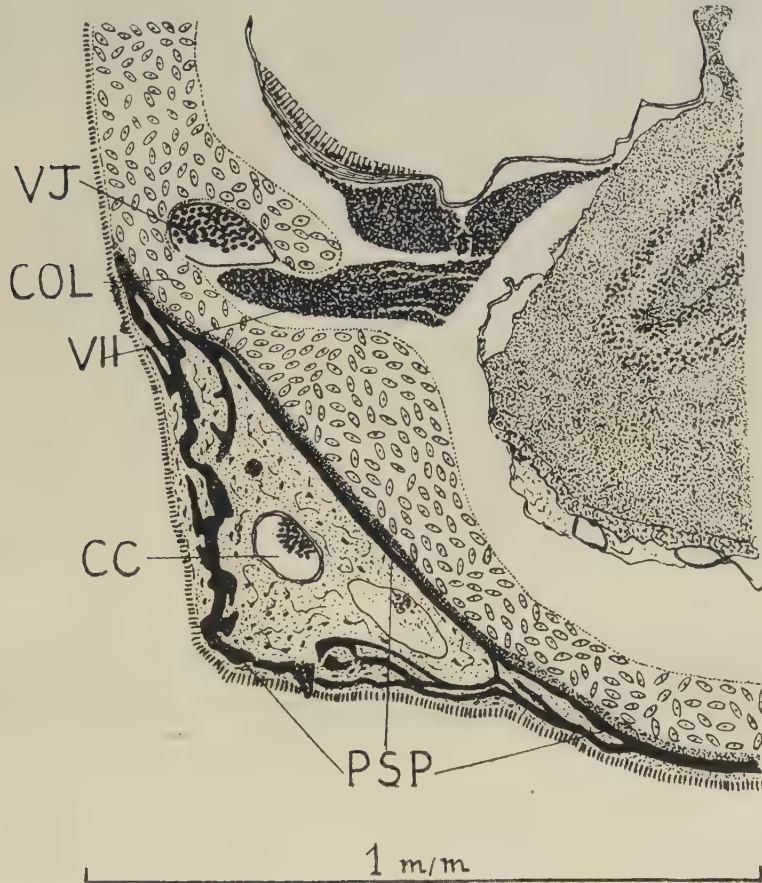


FIG. 25. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Coupe transversale dans le *processus ascendens* gauche du parasphénoïde, au niveau du *foramen faciale*.

- CC, carotide commune.
- COL, commissure latérale.
- PSP, parasphénoïde.
- VJ, veine jugulaire.
- VII, nerf facial.

homologue de celui d'*Ospia*, *Saurichthys*, etc... La lamelle externe serait une néoformation. Chez *Ospia*, la carotide commune passe ventralement par rapport au parasphénoïde, qu'elle traverse dans un canal situé entre le *processus ascendens posterior* et le *processus ascendens anterior*. De là, elle gagne l'endocrâne et se divise en carotide interne et carotide externe (STENSIÖ, 1932, p. 249-251, fig. 73 A et 78). Le *processus ascendens* de *Saurichthys* est médian par rapport à la caro-

tide interne. La carotide externe se détache en arrière du *processus ascendens* et pénètre dans l'endocrâne par un canal traversant la partie postérieure du corps du parasphénoïde. Chez *Acipenser* et *Polyodon*, la disposition est la même, sauf que la carotide externe gagne la cavité trigémino-faciale par le canal jugulaire, en pénétrant par l'ouverture postérieure de ce dernier, sans traverser le parasphénoïde. Chez *Birgeria*, il en était probablement de même. Dans tous ces cas, le trajet de la carotide commune et de son prolongement, la carotide interne, est identique, c'est-à-dire ventral ou latéral par rapport au *processus ascendens* postérieur. Le point d'où se détache la carotide externe peut être antérieur ou postérieur au *processus ascendens*; il ne semble pas présenter une grande importance morphologique, pas plus que le chemin suivi ultérieurement par la carotide externe pour gagner la chambre trigémino-faciale.

Par contre, chez *Broughia*, les conditions sont très différentes. La carotide commune pénètre près du bord caudal du *processus ascendens* dans un canal situé entre le neurocrâne et le parasphénoïde. Elle a donc, ainsi que la carotide interne, un trajet médian par rapport au *processus ascendens posterior* (STENSIÖ, 1932, p. 273, fig. 87, 88 B). La carotide externe d'*Amia* se détache en arrière du *processus ascendens*, mais la carotide interne passe également entre le parasphénoïde et l'endocrâne, dans une cavité qui est à proprement parler un canal parabasal (DE BEER, 1937).

En vue d'éviter la conclusion logique que le *processus ascendens* postérieur de *Broughia* n'est pas l'homologue de celui d'*Ospia*, difficilement acceptable pour deux genres de la même famille, NIELSEN propose une autre interprétation basée sur la condition observée chez *Glaucolepis*. Comme nous allons le voir, elle explique du même coup d'une façon satisfaisante le cas des Polyptéridés.

La carotide commune de *Glaucolepis* se divise en carotide externe et carotide interne derrière l'extrémité postérieure du parasphénoïde. Celui-ci est très court, comme chez tous les Palaeoniscoïdes. La carotide interne pénètre alors dans un canal longitudinal creusé à l'intérieur du parasphénoïde. L'ouverture postérieure de ce canal est située soit sur le bord caudal du parasphénoïde, soit sur la face ventrale de cet os, immédiatement devant le bord caudal. L'ouverture antérieure est située sur la face dorsale du parasphénoïde, un peu en arrière de l'endroit où la carotide interne pénètre dans le neurocrâne. Ce canal longitudinal, qui est situé en grande partie à la base du *processus ascendens* postérieur, semble bien être l'homologue du canal carotidien des Polyptéridés. Le parasphénoïde de ces derniers se rapprocherait alors beaucoup plus de celui de *Glaucolepis* que de toute autre forme connue jusqu'ici. La présence d'un canal carotidien serait la condition primitive dont dérivent toutes les autres. Par disparition de la paroi ventrale du canal se serait constitué le parasphénoïde du type *Ospia*, *Saurichthys*, *Acipenser*, dont le *processus ascendens* est homologue de la lamelle interne que nous avons décrite chez les Polyptéridés. Par disparition de la paroi dorsale se serait formé le parasphénoïde du type *Broughia*, *Amia*, dont le *processus ascendens* est homologue de la lamelle externe des Polyptéridés. La carotide interne de *Boreosomus* passait par une large ouverture oblongue, située à la base du *processus ascendens* postérieur, plus près du bord caudal que du bord antérieur (NIELSEN, 1942, p. 324, fig. 67). Cette ouverture serait également l'homologue du canal carotidien. Cette interprétation du *processus ascendens* postérieur semble être la seule susceptible de relier les unes aux autres les différentes structures que l'on connaît chez les formes vivantes et fossiles. Cependant, nos connaissances sur le parasphénoïde et le trajet des artères des formes fossiles, et notamment des Palaeoniscoïdes, sont encore peu étendues. Il est possible que de nouvelles découvertes viennent modifier les données du problème. Dans le cas de *Pygopterus nielsenii*, ALDINGER (1937, p. 142-143, fig. 38) a décrit un parasphénoïde dont le *processus ascendens* est formé de deux lamelles osseuses : une médiane recouvrant la paroi latérale du neurocrâne et une latérale. Ces deux lamelles sont soudées postérieurement par leurs bords, mais antérieurement forment une sorte de gouttière dans laquelle aurait été logé le canal spiraculaire. Aucun détail n'est

donné concernant la position des carotides, de sorte qu'il serait prématuré de rapprocher ces deux lamelles de celles des Polypitéridés.

Nous adopterons, au moins provisoirement, pour les *processus ascendens* du parasphénoïde des Actinoptérygiens la classification morphologique suivante :

A. *Processus ascendens s. str.*, ou *processus ascendens posterior* s'il existe un *processus ascendens anterior*. Toujours postérieur au canal spiraculaire et à la région hypophysaire.

- | | | |
|--|---|---|
| 1) <i>Processus ascendens</i> mixte (type primitif)
<i>Glaucolepis, Polypterus.</i> | { | Au niveau du <i>processus ascendens</i> , la carotide commune (ou la carotide interne) passe dans un canal carotidien situé à l'intérieur du parasphénoïde. |
| 2) <i>Processus ascendens</i> externe (type dérivé)
<i>Broughia, Amia.</i> | { | Au niveau du <i>processus ascendens</i> , la carotide commune (ou la carotide interne) passe dans un canal parabasal situé entre le neurocrâne et le parasphénoïde. |
| 3) <i>Processus ascendens</i> interne (type dérivé)
<i>Ospia, Saurichthys.</i> | { | Au niveau du <i>processus ascendens</i> , la carotide commune (ou la carotide interne) passe latéralement ou ventralement par rapport au parasphénoïde. |

B. *Processus ascendens anterior*, toujours associé à une apophyse basiptérygoïde.

CANAU

ET ORGANES SENSORIELS DU CRANE

Il est maintenant bien établi que les organes sensoriels ou neuromastes inclus dans les canaux du crâne des Poissons osseux, jouent un rôle très important dans l'embryogénèse des os dermiques. Les travaux classiques de PEHRSON (1922) sur le développement du crâne d'*Amia calva* ont montré que les ostéoblastes s'amasent autour des organes sensoriels. Ces petits rudiments primordiaux se développent et parfois se soudant aux rudiments voisins, forment l'os définitif. Ce dernier est traversé par le canal à l'intérieur duquel sont logés les organes sensoriels. La disposition topographique des canaux sensoriels est d'autant plus importante à connaître que, s'ouvrant à l'extérieur par des pores caractéristiques, ils sont facilement repérables et ont été décrits avec exactitude chez un grand nombre de formes fossiles. On a pu ainsi mettre en évidence une remarquable constance dans le tracé de ces canaux parmi les divers groupes d'Actinoptérygiens. Dans tous les cas, on trouve un canal supraorbitaire, un canal infraorbitaire, une commissure occipitale et un canal préoperculo-mandibulaire. Les canaux sensoriels constituent par suite un élément de grande valeur pour la détermination des homologues des divers os dermiques du crâne. De nombreux travaux, auxquels nous aurons l'occasion de nous référer, ont été effectués en ce sens ces dernières années.

En relation avec les organes sensoriels de chacun des canaux énumérés ci-dessus, se développent des séries d'ossifications : série supraorbitaire, série infraorbitaire, série occipitale, série préoperculo-mandibulaire. Considérées comme un tout, ces séries doivent être tenues pour rigoureusement homologues entre elles dans les divers groupes d'Actinoptérygiens.

Les neuromastes superficiels qui constituent les organes en fossettes (pit organs) ont la même origine embryologique et la même structure histologique que les neuromastes des canaux sensoriels. Ceux des Actinoptérygiens primitifs occupent souvent une position moins superficielle que ceux des Actinoptérygiens modernes. Leur position est indiquée à la surface des os dermiques par des fossettes imprimées plus ou moins profondément. Il est en outre probable que les lignes de fossettes représentent des fragments de canaux sensoriels dont les neuromastes ont perdu au cours de la phylogénèse la faculté de s'enfoncer dans le derme. Chez *Glaucolepis* et beaucoup d'autres Poissons triasiques (*Boreosomus*, *Perleidus*, *Bobasatrania*, Parasémionotidés) les lignes de fossettes apparaissent même sous forme de canaux étroits plus ou moins profonds creusés dans les os dermiques (NIELSEN, 1942, p. 203). On peut donc supposer que ces os étaient traversés à l'origine par un canal sensoriel typique, et qu'ils se développaient en relation avec les organes sensoriels correspondants. Il est également probable que ces neuromastes, qui occupent une position intermédiaire entre ceux des canaux et ceux des lignes de fossettes typiques, contrôlaient encore l'ossification dermique. Il en résulte que les lignes de fossettes auraient la même importance que les canaux sensoriels pour l'identification des os dermiques, en ce qui concerne les Actinoptérygiens primitifs. Mais chez les formes modernes, en même temps qu'ils ont acquis une position plus superficielle, les neuromastes ont perdu leur

rôle ostéogène, comme l'ont montré PEHRSON (1940) et DEVILLERS (1947). Par suite, certains d'entre eux ont pu subir des déplacements par rapport aux os dermiques du crâne, perdant ainsi de leur importance pour l'identification de ces os. Toutefois, même dans ces cas, l'innervation subsiste inchangée. Pour la recherche des homologies, il conviendra donc d'utiliser avec prudence le critère des lignes de fossettes et de soumettre chaque cas particulier à un examen embryologique et phylogénique.

Le canal supraorbitaire des Polyptéridés débute à un pore sensoriel qui s'ouvre un peu en arrière du tentacule nasal, latéralement à celui-ci. Le canal traverse successivement les os nasaux et le frontal. Il se termine sur le côté de ce dernier, au niveau du dermosphénotique où il se joint au canal infraorbitaire.

Le canal infraorbitaire débute dans le supraethmoïde impair. Bien que les deux canaux droit et gauche se rejoignent sur la ligne médiane, il n'y a pas de pore médian. Le canal infraorbitaire s'anastomose ensuite avec le canal supraorbitaire à un pore commun situé en avant du tentacule nasal (2^e pore du canal supraorbitaire). Puis il traverse l'antorbito-prémaxillaire, le lacrymal, l'infraorbito-maxillaire, le postorbitaire, le dermosphénotique, le dermoptérotique, l'extrascapulaire latéral et l'extrascapulaire postérieur. Il pénètre ensuite dans le posttemporal qui appartient à la ceinture scapulaire. Les deux canaux infraorbitaires sont réunis par la commissure occipitale qui traverse les extrascapulaires latéraux et médians.

Le canal préoperculo-mandibulaire débute à la symphyse des mandibules, où s'ouvre un pore médian. Il traverse successivement le dento-splénial, l'angulo-splénial et le préopercule. Il se termine à l'extrémité postéro-supérieure du préopercule. Il ne rejoint pas le canal infraorbitaire, dont il reste séparé par les os spiraculaires.

Le canal supraorbitaire des Palaeoniscoïdes (sauf *Oxygnathus* et *Pyritocephalus*) et des Subholostéens (sauf *Brookvalia*) se termine dans le pariétal. Cette disposition, dite palaeoniscoïde, est certainement primitive. On la retrouve également sur les embryons d'*Amia calva* au stade de 14 mm. (ALLIS, 1889, pl. XXII, fig. 9). Mais dans ce cas, au cours du développement ultérieur, l'extrémité du canal supraorbitaire vient se joindre au canal infraorbitaire, dans le dermosphénotique. Cette jonction nous apparaît comme un caractère d'évolution avancée du système de canaux sensoriels des Actinoptérygiens. On ne saurait cependant le considérer comme typiquement holostéen, puisque le dessin des canaux sensoriels de *Leptolepis* (RAYNER, 1937) est du type palaeoniscoïde, et que celui du Catoptéridé *Brookvalia* est du type holostéen (WADE, 1935). Chez *Pyritocephalus*, une évolution différente s'est produite. Le canal infraorbitaire s'est scindé en deux, une discontinuité apparaissant au niveau du dermosphénotique, dans lequel se termine le tronçon antérieur du canal. Les pariétaux ont disparu, et le canal supraorbitaire se réunit au tronçon postérieur du canal infraorbitaire (WESTOLL, 1944). Il est probable que le rattachement du canal supraorbitaire à la ligne latérale chez *Oxygnathus ornatus* (WATSON, 1925) s'est produit de la même façon, bien que dans ce cas les pariétaux aient été conservés.

Dans la région nasale des Poissons, JARVIK (1942, p. 602-618) a soutenu l'existence de deux commissures transversales entre les canaux infraorbitaires et supraorbitaires. D'après cet auteur, *Amia* posséderait une commissure postérieure bien développée et une antérieure vestigiale. Par contre, l'extrémité du canal supraorbitaire de *Polypterus*, recourbé vers le côté et l'arrière, serait une commissure antérieure, apparemment homologue de celle des Coelacanthidés. Cette interprétation a été discutée en détail par PEHRSON (1947, p. 413-425), qui déclare n'avoir reconnu l'existence d'une commissure antérieure vestigiale chez *Amia* à aucun stade du développement et conclut : « Il peut en fait y avoir une connexion entre les canaux supraorbitaires et infraorbitaires des Palaeoniscoïdes. Mais cette commissure ne correspond à aucune des deux commissures au sens de JARVIK. La portion dorsale de la commissure correspond à la portion dorsale de

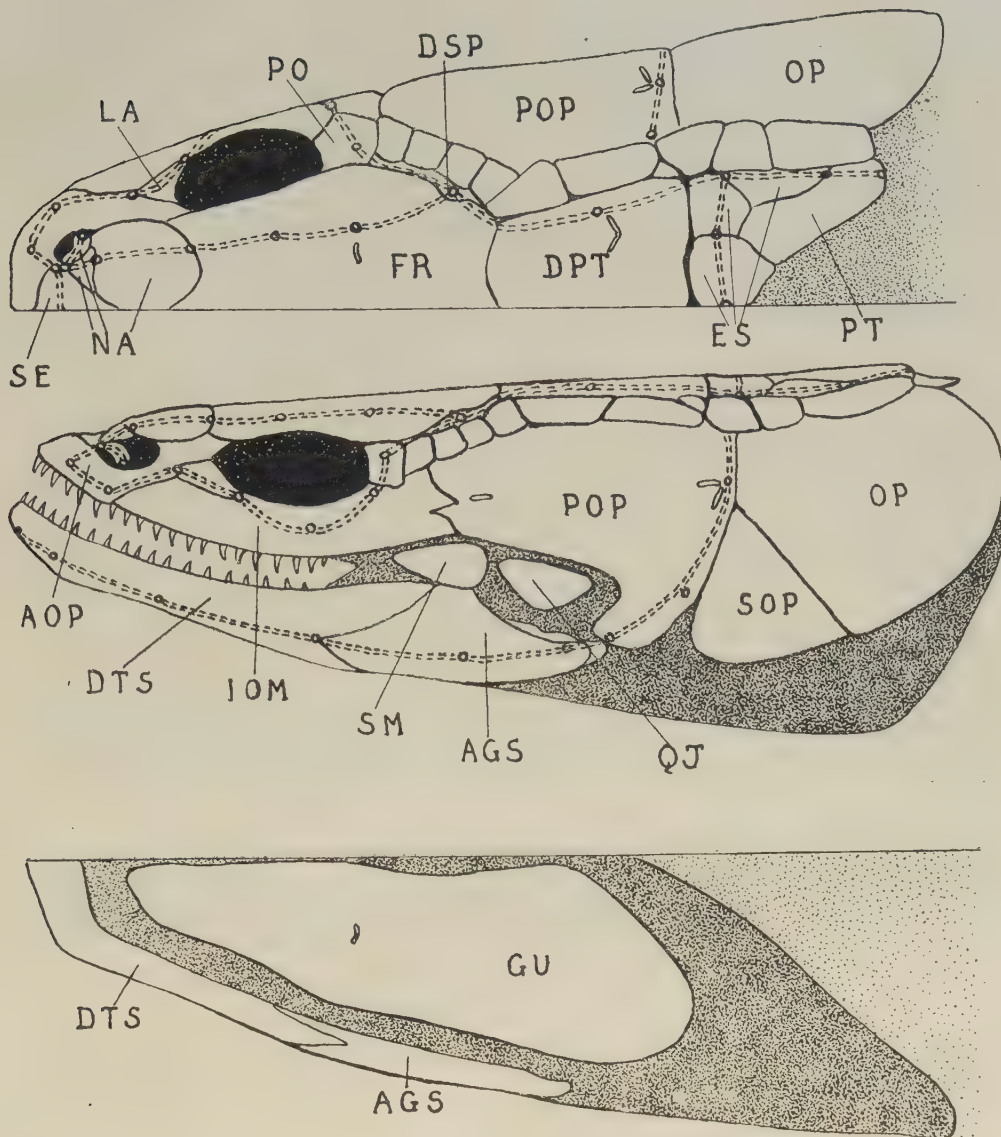


FIG. 26. — *Polypterus*. Os dermiques du crâne. Les canaux sensoriels sont représentés par un double trait interrompu.

AGS, angulo-splénial.
 AOP, antorbito-prémaxillaire.
 DPT, dermoptérotique.
 DSP, dermosphénotique.
 DTS, dento-splénial.
 ES, extrascapulaires.
 FR, frontal.
 GU, gulaire.
 IOM, infraorbito-maxillaire.
 LA, lacrymal.

NA, nasal.
 OP, opercule.
 PO, postorbitaire.
 POP, préopercule.
 PT, posttemporal.
 QJ, quadrato-jugal.
 SE, supraethmoïde.
 SM, supramaxillaire.
 SOP, sous-opercule.

la commissure antérieure de JARVIK, et la portion ventrale à la portion ventrale de la commissure postérieure de JARVIK. »

Finalement, le trajet des canaux sensoriels des Polyptéridés est identique à celui que l'on observe chez *Amia*. Il est donc du type holostéen.

Les lignes de fossettes des Polyptères ont été décrites par JARVIK qui en a signalé 11 de chaque côté de la tête : une nasale, une frontale, deux pariétales, trois jugales, trois mandibulaires et une gulaire. Mes propres observations sur *Polypterus senegalus* concordent en tous points avec celles de cet auteur.

La ligne de fossettes nasale (tectal pit-line, JARVIK, 1947, fig. 3 A, B, C), assez longue, forme un arc de cercle derrière la base du tentacule nasal. Elle est donc parallèle à l'extrémité du canal supraorbitaire. Elle est innervée par le *ramus ophthalmicus lateralis*.

La ligne de fossettes frontale (anterior pit-line, JARVIK, 1947, fig. 3 D, H), toujours dirigée obliquement, est médiane ou postéro-médiane par rapport au pore le plus postérieur du frontal (6^e pore du canal supraorbitaire). Elle est innervée par le même rameau nerveux que le 6^e neuromaste du canal supraorbitaire, rameau qui est directement issu du ganglion ophtalmique, d'après PEHRSON (1947).

La ligne de fossettes pariétale (middle pit-line, JARVIK, 1947, fig. 3 J, M) est formée de deux tronçons dessinant un angle obtus ouvert vers l'avant. Ils sont l'un et l'autre médians par rapport au pore sensoriel du dermoptérotique. Le tronçon dit médian, de direction transversale ou légèrement oblique, est innervé par le *ramus supratemporalis* du glossopharyngien. Le tronçon dit postérieur (posterior pit-line, HOLMGREN, 1942) est situé au même niveau que le précédent, mais son obliquité est inverse. En outre, il est innervé par un rameau du nerf vague (PEHRSON, 1947, p. 409).

La ligne jugale horizontale (ligne supramaxillaire, STENSIÖ, 1947, fig. 19) est composée au moins de deux portions : une à l'extrémité antérieure du préopercule, l'autre près du bord postérieur de cet os, au niveau du 8^e pore du canal préoperculo-mandibulaire. Sur certains individus, JARVIK (1947, p. 66, fig. 1 A) a trouvé en outre une portion médiane. La ligne jugale verticale est située près de la portion postérieure de la ligne horizontale. Ces deux lignes forment un « V » ouvert vers le bas et l'avant. La troisième ligne jugale a été décrite par HOLMGREN sous le nom de ligne mandibulaire primaire (quadrato-jugal pit-line, JARVIK, 1947, fig. 1 A). Située au-dessous du préopercule, elle est dirigée verticalement ou un peu obliquement. STENSIÖ (1947, fig. 19) considère les deuxième et troisième lignes jugales comme les portions supérieure et inférieure d'une ligne postmaxillaire.

Les trois lignes de fossettes mandibulaires, innervées par le *ramus mandibularis*, sont considérées par JARVIK comme trois portions d'une seule ligne mandibulaire, qui serait peut-être le prolongement de la ligne mandibulaire primaire mentionnée précédemment. La portion transversale antérieure est située entre le premier et le deuxième pore du canal mandibulaire (1947, fig. 1 A, C, 3 N, P). La portion longitudinale et la portion transversale postérieure (*id.*, fig. 1 A, C, 4, 5 D) sont situées entre le quatrième et le cinquième pore, au-dessus du canal.

Enfin la ligne de fossettes gulaire, innervée par un rameau nerveux issu du *ramus mandibularis*, se trouve au milieu de l'os gulaire.

La ligne de fossettes nasale des Polyptéridés est probablement homologue de celle qui a été décrite avec la même disposition et la même innervation chez *Gymnarchus* (PEHRSON, 1945). La plupart des Actinoptérygiens possèdent trois lignes de fossettes sur le pariétal. Ces trois lignes existent non seulement chez presque toutes les formes fossiles, mais également chez *Amia calva*. Dans ce dernier cas, la ligne antérieure, la ligne médiane et la ligne postérieure sont innervées par des rameaux issus respectivement du nerf facial, du nerf glossopharyngien et du nerf vague (GOODRICH, 1930, fig. 720). Il est donc logique de considérer la ligne frontale de *Polypterus* comme l'homologue de la ligne antérieure des Actinoptérygiens, et les deux tronçons de la ligne pariétale comme les homologues des lignes médianes et postérieures. Toutefois, la position de la ligne anté-

rière au milieu du frontal des Polyptères est franchement aberrante, et rappelle, comme l'a fait remarquer JARVIK, celle de la ligne frontale des Crossoptérygiens Ostéolépiformes. Il est probable que, dans le cas des Polyptéridés, cette condition résulte d'un déplacement secondaire vers l'avant. Une observation de JARVIK (1947, p. 74, fig. 6 B) confirme cette interprétation. Sur un *Polypterus senegalus* de 53 mm., le frontal était formé de deux os distincts. Or, si l'on compare la figure de JARVIK à celle de PEHRSON (1947, fig. 17) représentant le stade de 24 mm., on doit conclure que l'anomalie signalée par JARVIK correspond à l'inhibition de la soudure entre les ébauches formées autour du cinquième et du sixième neuro-mastes de la série supraorbitaire. Or cette anomalie est accompagnée d'un déplacement de la ligne de fossettes dont la position est beaucoup plus caudale que sur les individus normaux.

Les lignes jugales, horizontales et verticales ont été signalées dans la plupart des groupes d'Actinoptérygiens, sur le préopercule ou les os adjacents, et avec la même disposition que dans le cas des Polyptéridés. D'après STENSIÖ (1947), il s'agirait de deux canaux sensoriels, dits supramaxillaire et postmaxillaire, qui se retrouveraient chez les Poissons et les Amphibiens, mais plus ou moins transformés suivant les groupes. Chez les Actinoptérygiens, il n'y a jamais de véritable canal sensoriel, mais seulement des lignes de fossettes.

Des lignes de fossettes mandibulaires ont rarement été décrites dans le groupe des Actinoptérygiens. D'après STENSIÖ, elles correspondraient à une ligne sensorielle orale, primitivement distincte de celle du canal mandibulaire. DUNKLE (1939, fig. 1) a signalé l'existence d'une ligne de fossettes sur le dento-splénial de *Brachydegma*, qui correspondrait à la partie médiane de la ligne orale. WESTOLL (1944) a retrouvé sur les Haplolépidés une ligne de fossettes antérieure, près de l'extrémité rostrale du dento-plénial, et une postérieure sur l'angulaire. Enfin, STENSIÖ en mentionne une postérieure sur l'angulaire de quelques Holostéens (1947, p. 74). Quant aux lignes gulaires, WESTOLL (1944, p. 17, fig. 2) a montré chez les Haplolépidés qu'il peut en exister deux, une antérieure sur le gulaire médian et une postérieure sur l'os gulaire pair le plus antérieur. La ligne gulaire de *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 210, fig. 44) serait une ligne postérieure comme celle de *Polypterus*. Par contre, celle d'*Amia*, des Perléidés et des Parasémionotidés, en forme de « V » renversé sur la plaque gulaire médiane, serait une ligne antérieure.

LIGNES SENSORIELLES DU CORPS

Les lignes sensorielles du corps sont formées par des alignements plus ou moins réguliers de neuromastes restés superficiels, et groupés par deux ou trois au fond de dépressions nettement visibles à la surface des écailles. Ces neuromastes, dont l'innervation dépend de la branche latérale du vague, ne diffèrent pas essentiellement de ceux qui se trouvent inclus dans les canaux sensoriels du crâne (GÉRARD, 1936). Sur le corps des Polyptéridés, les lignes latérales sont disposées en trois étages superposés : médian ou principal, intermédiaire et dorsal.

1) *Ligne latérale principale.* — Elle débute dans le prolongement du canal infraorbitaire du crâne et s'étend jusqu'à l'extrémité du pédoncule caudal. Par suite de la régularité dans la disposition des rangées longitudinales d'écailles, elle subit deux décrochements successifs pour atteindre sa position normale au milieu du flanc. Elle se compose donc d'un premier segment (5 à 7 écailles), puis d'un deuxième segment de longueur à peu près égale, situé sur la rangée longitudinale d'écailles immédiatement inférieure, et enfin d'un troisième segment, qui forme à lui seul les 4/5 de la longueur totale de la ligne latérale principale.

En principe, chaque rangée oblique d'écailles porte un groupe d'organes sensoriels, mais des lacunes s'observent parfois, rarement chez *Polypterus senegalus*, d'une façon constante chez *Calamoichthys calabaricus*, où des séries de deux ou trois écailles successives sans traces d'organes sensoriels sont fréquentes.

Les écailles de la ligne latérale principale portent en général une fossette ovale, à grand axe longitudinal, située au centre de l'écaille adulte. Celles des Polyptères du groupe *P. bichir-endlicheri*, par contre, sont marquées d'un étroit sillon partant du centre et allant jusqu'à une échancrure du bord postérieur de l'écaille. Cette particularité présente, ainsi que l'a fait remarquer POLL (1942, p. 307-308, fig. 25-26), une valeur systématique incontestable. D'après ce même auteur, il s'agirait là « de la conservation d'une disposition juvénile, certaines espèces comme *P. delhezi* ayant l'écaille latérale échancrée lorsque l'animal est jeune, et perforée lorsqu'il est adulte. La croissance ultérieure de l'écaille ferme le sillon sensoriel chez certaines espèces seulement ». Cependant, au moins dans le cas de *P. senegalus*, le processus est légèrement différent, car il n'existe jamais de sillon à proprement parler. Au stade de 53 mm., où les écailles sont au début de leur formation, les fossettes encore très superficielles sont déjà fermées, bien que situées près du bord postérieur de l'écaille. Elles deviennent plus profondes et plus centrales lors du développement ultérieur de l'écaille.

2) *Ligne latérale intermédiaire.* — Elle est formée d'un petit nombre d'organes sensoriels, à peu près alignés dans le prolongement du premier segment de la ligne latérale principale. Les écailles présentent toujours des fossettes ovales à grand axe transversal. L'existence de cette ligne semble générale parmi les *Polypterus*, mais je ne l'ai pas retrouvée sur les *Calamoichthys*, qui ne possèdent pas non plus de ligne latérale dorsale.

3) *Ligne latérale dorsale.* — Elle est formée d'une rangée d'organes sensoriels à la base de la nageoire dorsale. Les fossettes ont leur grand axe longitudinal. Mais chez *P. endlicheri*, on trouve indiscutablement des fossettes fermées ou

des sillons. Ce fait semble indiquer que la distinction entre les deux types d'écailles, bien que spécifique en ce qui concerne la ligne latérale principale, ne présente qu'une importance minime au point de vue morphologique.

Rares sont les Actinoptérygiens qui ne possèdent pas de ligne latérale principale. Mais les deux autres lignes sont, peut-on dire, exceptionnelles. Chez *Aeduellia*, WESTOLL (1937, p. 565, fig. 1) a décrit et figuré une ligne latérale intermédiaire présentant toutes les caractéristiques de celles des Polyptéridés. *Amia calva* (ALLIS, 1889) et les Haplolépidés (WESTOLL, 1944, p. 63) présentent une ligne latérale dorsale et une ligne latérale accessoire. Cette dernière, bien qu'étroitement associée à la ligne principale, est probablement homologue de celle des Polyptères. *Palaeoniscus freieslebeni* (ALDINGER, 1937, p. 113) possède aussi une ligne latérale dorsale. La présence de trois lignes sensorielles de chaque côté du corps des Polyptéridés est certainement un caractère primitif. Ce caractère était peut-être beaucoup plus fréquent parmi les formes fossiles qu'il ne ressort des descriptions des auteurs. Le revêtement écailleux est, en effet, rarement conservé dans sa totalité, notamment dans la région dorsale où pourraient se trouver les organes sensoriels de la ligne intermédiaire et de la ligne dorsale.

CRANE DERMIQUE

I. Série supraorbitaire

Nasaux.

Les Polyptéridés possèdent trois nasaux pairs. Le premier (os terminal, ALLIS, 1922) est petit, en forme de virgule. Le second (accessory nasal, ALLIS, 1922) est à peu près triangulaire. Le troisième (nasal, ALLIS, 1922) est beaucoup plus grand que les précédents. Il s'en distingue aussi par sa surface externe tuberculeuse, visible sur l'animal vivant, alors que les deux premiers à surface lisse sont profondément enfoncés dans le derme. Ces trois éléments osseux sont traversés par le canal sensoriel et contiennent chacun un neuromaste. Le pore n° 1 et le pore n° 2 s'ouvrent respectivement aux extrémités antérieures des deux premiers nasaux ; le pore n° 3 sur le bord antérieur du 3^e nasal ; quant au pore n° 4, sa position varie selon les espèces. Sur les jeunes, son orifice s'ouvre sur le bord postérieur du nasal, mais par suite de la croissance principalement caudale de l'os, il se trouve généralement au milieu du nasal adulte. Il reste cependant marginal chez *P. bichir* et *P. endlicheri*. Le pore n° 4 de *P. delhezi* est également marginal, mais au milieu du bord externe. « Cette position, constante, n'a été remarquée chez aucune autre espèce du Congo » (PoLL, 1942, p. 155). Les deux nasaux proprement dits sont toujours écartés l'un de l'autre chez les jeunes, et leur croissance tend à les rendre contigus. Le contact des nasaux sur la ligne médiane est de règle pour *P. delhezi*, *P. bichir*, *P. senegalus*, *P. retropinnis*, *P. palmas* et *Calamoichthys calabaricus*. D'après PoLL, « il y a lieu de noter la réunion assez tardive des os nasaux (de *P. delhezi*), encore largement écartés chez des individus déjà de belle taille ». Ceux de *P. ornatipinnis* peuvent rester écartés comme à l'état juvénile ou se réunir sur la ligne médiane selon la règle générale, mais c'est la première disposition qui serait spécifique.

Les os nasaux sont quelquefois séparés par une plaque internasale complémentaire qui apparaît au cours de la croissance, notamment chez *P. weeksi*, *P. ornatipinnis* et *P. endlicheri congicus*. La plaque internasale de ces espèces n'est pas une structure constante : tantôt elle existe, tantôt elle fait défaut ; elle peut aussi se dédoubler chez *P. ornatipinnis* (PoLL, 1942, fig. 7). JARVIK (1947, p. 74) écrit : « Ces os représentent sans doute des postrostraux, et la subdivision occasionnelle du « rostral » prouve que cet os est un rostro-postrostral composé comme le supposait déjà STENSIÖ, en 1921 (p. 275). » Il est impossible de retenir cette interprétation puisque PEHRSON (1947) a montré que le « rostral » se développe à partir d'une seule ébauche qui apparaît comme un os de canal typique autour des premiers neuromastes des canaux infraorbitaires.

D'une façon absolument générale, le nasal des Actinoptérygiens est un os de canal pair unique. La fragmentation en trois ossifications distinctes dans le cas des Polyptéridés doit donc être considérée comme secondaire. Elle résulte de la non-soudure des trois ébauches osseuses qui se forment en relation avec les trois organes sensoriels. Il y a lieu de considérer les trois nasaux de *Polypterus* comme homologues du nasal unique d'*Amia calva* qui se forme ontogénétiquement par la soudure de trois ébauches osseuses apparaissant chacune autour d'un neuromaste (PEHRSON, 1922).

La région ethmoïdale des Actinoptérygiens primitifs présente, dans son revêtement d'os dermiques, une disposition invariable et caractéristique, typiquement réalisée sur les crânes de Palaeoniscoïdes et aussi de Perléïdés. Les deux nasaux sont séparés l'un de l'autre par un large postrostral médian. Ce dernier est bombé, formant une sorte de rostre court et obtus, légèrement proéminent au-dessus de la mâchoire supérieure. Les narines antérieures sont situées sur la ligne de contact, entre le postrostral et les deux nasaux, tandis que les narines postérieures s'observent généralement sur le bord latéral des nasaux. Cette disposition peut être qualifiée de palaeoniscoïde. Chez des formes plus évoluées, comme *Haplolepis* (WESTOLL, 1944, p. 74), le rostre tend à disparaître et les narines antérieures glissent vers l'avant, entre les nasaux et les prémaxillaires ou les rostraux. Enfin, dans la disposition que l'on peut appeler holostéenne et qui se trouve réalisée sur les crânes de *Broughia* (STENSIÖ, 1932, p. 275, fig. 89), de *Parasemionotus*, *Dapedius*, *Lepidotus*, *Amia*, etc... (PIVETEAU, 1934 b, p. 74, fig. 51), le postrostral a disparu et les nasaux se réunissent alors sur la ligne médiane.

L'évolution de la région ethmoïdale du type palaeoniscoïde au type holostéen serait corrélative de la réduction du maxillaire qui perd sa portion postorbitaire, et du redressement du *suspensorium*. Elle ne pourrait cependant s'être produite sans une transformation simultanée de la région ethmoïdale du neurocrâne, notamment des capsules nasales et du rostre. En tout cas, les Polyptéridés, par leur région ethmoïdale large et dorsalement aplatie, leur maxillaire considérablement réduit et modifié, et leurs narines antéro-latérales aux os nasaux, sont de type nettement holostéen. La présence d'une plaque internasale chez certaines espèces est un caractère secondaire. Cet élément osseux n'est pas homologue du postrostral des Palaeoniscoïdes, mais une néoformation, ce qui explique son développement irrégulier à l'intérieur d'une même espèce de *Polypterus*.

Frontal.

Le frontal est un os pair de grande taille, qui contient trois organes sensoriels. A sa surface s'ouvrent les pores n° 5 et 6. Le pore terminal n° 7 est confondu avec le pore n° 9 de la série infraorbitaire correspondant au dermosphénotique. Le frontal d'*Amia* contient quatre organes sensoriels. Mais, selon PEHRSON (1940, p. 9, fig. 7, 8, 9), il se développe seulement à partir de deux ébauches osseuses correspondant aux organes n° 5 et 6. Les organes n° 4 et 7 n'auraient aucune activité ostéogène. Chez *Polypterus*, au contraire, on doit admettre que le frontal résulte de la soudure de trois ébauches formées chacune autour d'un neuromaste. Au stade de 24 mm., PEHRSON (1947, p. 431, fig. 17) a trouvé une suture entre la première et la deuxième ébauches et une incision entre la deuxième et la troisième. D'après cet auteur, « les conditions chez *Polypterus* où un os est formé en connexion avec chaque neuromaste dans la ligne supraorbitaire doivent être considérées comme plus primitives que chez *Amia* ».

Tous les Actinoptérygiens possèdent un frontal pair unique et bien développé, et il est évident que tous ces frontaux sont homologues entre eux, quel que soit par ailleurs leur mode de formation embryologique.

II. Série infraorbitaire

Supraethmoïde (DE BEER, 1937) (ethmoïde, ALLIS, 1922 ; rostral, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936 ; rostral médian, JARVIK, 1942 ; rostro-postrostral, JARVIK, 1947).

Le supraethmoïde des Polyptéridés est un os dermique impair, et non un os de cartilage comme l'avait cru TRAQUAIR (1871). Il est traversé par la commissure transversale reliant les extrémités antérieures des canaux sensoriels infra-

orbitaires, et n'a aucune relation avec les dents. Il renferme deux organes sensoriels. Sur chacun de ses bords latéraux s'ouvre le pore n° 1 de la série infraorbitaire. Il n'y a pas de pore définitif médian. D'après PEHRSON, au stade de 24 mm., rien n'indique que cet os soit formé par la fusion de deux ébauches.

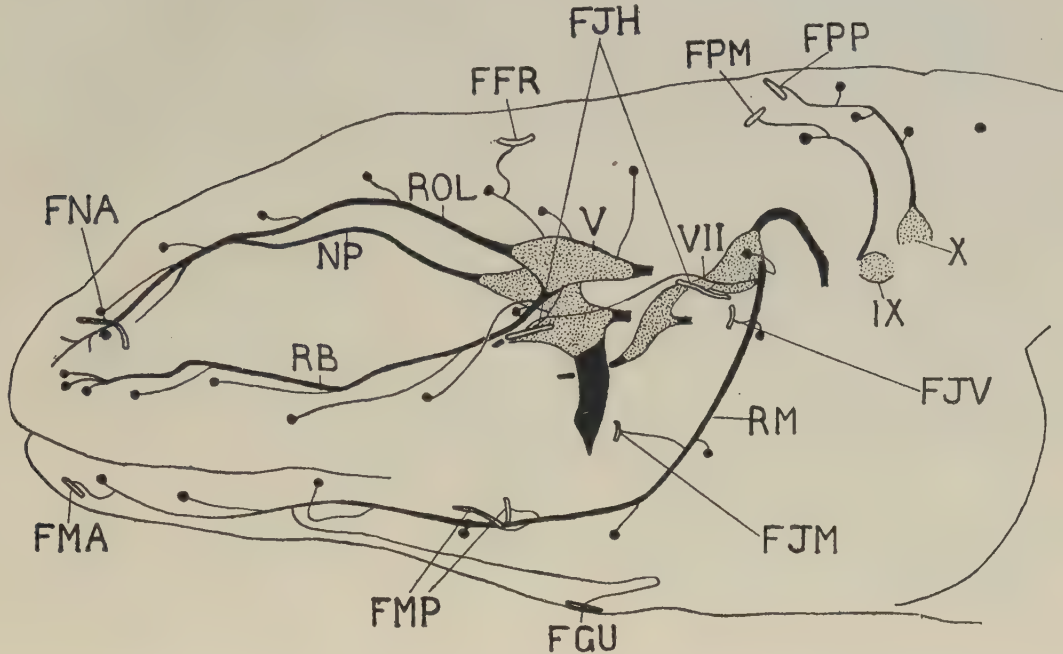


FIG. 27. — *Polypterus senegalus* 37 mm. Innervation des neuromastes (d'après PEHRSON, 1947).

- FFR, ligne de fossettes frontale.
- FGU, ligne de fossettes gulaire.
- FJH, ligne de fossettes jugale horizontale.
- FJM, ligne de fossettes mandibulaire primaire.
- FJV, ligne de fossettes jugale verticale.
- FMA, ligne de fossettes mandibulaire antérieure.
- FMP, lignes de fossettes mandibulaires postérieures.
- FNA, ligne de fossettes nasale.
- FPM, ligne de fossettes pariétale médiane.
- FPP, ligne de fossettes pariétale postérieure.
- NP, nerf profond.
- RB, *ramus buccalis trigemini*.
- RM, *ramus mandibularis facialis*.
- ROL, *ramus ophthalmicus lateralis*.
- V, ganglion de Gasser.
- VII, ganglion géniculé.
- IX, ganglion du nerf glossopharyngien.
- X, ganglion du nerf vague.

Un os de canal impair, occupant la même position mais renfermant quatre neuromastes et formé par la soudure de quatre ébauches primordiales, existe chez *Amia calva* (PEHRSON, 1940, p. 9, fig. 10). D'après ALLIS (1900-1922, p. 204), le rostral d'*Amia* correspond au supraethmoïde de *Polypterus* (rostral médian) auquel se seraient soudées les ébauches osseuses formées autour des seconds

neuromastes de la série infraorbitaire (rostraux latéraux). Quoi qu'il en soit, un os dermique homologue, soit du supraethmoïde des Polyptéridés, soit du rostral d'*Amia*, existait à l'avant des nasaux sur les crânes de *Broughia* (STENSIÖ, 1932, p. 295, fig. 89), de *Watsonia* (PIVETEAU, 1934, p. 59, fig. 40) et de *Parasemionotus* (*Id.*, p. 66, fig. 47). Toutes ces formes correspondent d'ailleurs, pour le crâne dermique, à un stade d'évolution très proche de celui des Holostéens.

Chez les Palaeoniscoïdes, on a parfois décrit sous le nom de rostral un os dermique médian situé entre les nasaux et qui, n'étant pas traversé par un canal sensoriel, doit être désigné sous le nom de postrostral. MOY-THOMAS et DYNE (1938, fig. 5 et 40) ont, il est vrai, représenté l'extrémité antérieure du canal infraorbitaire pénétrant dans le postrostral de *Canobius elegantulus* et *C. ramsayi*. Mais, d'après NIELSEN (1942, p. 137), il s'agirait seulement d'une apparence, due à des conditions identiques à celles qu'il a observées dans le cas de *Glaucolepis*. Le canal sensoriel passait d'un antorbitaire à l'autre, sans être entouré de substance osseuse ; il était seulement recouvert par le bord antérieur du postrostral dont la face interne présente un court sillon.

Toujours dans le groupe des Palaeoniscoïdes, le nom de rostral a été appliqué à un os de canal pair, c'est-à-dire à l'élément le plus antérieur de la série infraorbitaire. Il serait préférable de réserver à un tel élément le nom d'antorbitaire ou de rostral latéral. Enfin, on a décrit comme rostral un os pair de *Cheirolepis trailli* traversé par la commissure transversale ethmoïdale et situé entre le postrostral antérieur, le prémaxillaire et l'antorbitaire (infraorbitaire antérieur) (WATSON, 1925). Les homologies de ces différents os n'étant pas encore éclaircies et leur nomenclature demeurant extrêmement confuse, nous en retiendrons seulement que l'existence d'un supraethmoïde, ou rostral médian, impair, caractérise, dans l'ensemble des Actinoptérygiens, un état évolué du crâne dermique. Il est probable que cet élément osseux résulte phylogénétiquement de la fusion sur la ligne médiane de deux os de canaux primitivement distincts.

Antorbito-prémaxillaire (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936) ; (prémaxillaire, ALLIS, 1922 ; tecto-rostro-prémaxillaire, JARVIK, 1942).

Cet os, traversé par le canal sensoriel, porte antérieurement une rangée de fortes dents coniques. Il renferme trois neuromastes, et les pores n°s 2, 3 et 4 s'ouvrent à sa surface. Ventralement, il se prolonge sous la région ethmoïdale du neurocrâne par une lamelle osseuse qui rejoint la partie antérieure du parasphénoïde. Les deux antorbito-prémaxillaires se joignent sur la ligne médiane, en avant et au-dessous du supraethmoïde, mais ne se soudent pas l'un à l'autre. PEHRSON (1947) a montré, d'après un *Polypterus 'senegalus* 'de 24 mm., que l'antorbito-prémaxillaire est un os complexe, formé par un composant dentigère (prémaxillaire *s. str.*) sur lequel viennent se souder trois rudiments d'os de canal. PEHRSON les nomme, de l'avant vers l'arrière, rostral latéral, premier antorbitaire et second antorbitaire. *Amia* possède un prémaxillaire autonome et un antorbitaire. Ce dernier, bien que renfermant quatre neuromastes, se développe à partir d'une seule ébauche (PEHRSON, 1940, p. 10, fig. 5, 6). L'antorbitaire d'*Amia* serait l'homologue des deux antorbitaires embryonnaires de *Polypterus*. Si l'on rapproche cette interprétation de celles qui ont été données précédemment pour les os nasaux et le rostral, on est conduit à admettre que, malgré une disposition définitive assez différente, les os dermiques de la région antérieure du crâne de *Polypterus* et d'*Amia* se développent suivant un schéma identique.

WESTOLL (1944, p. 76), examinant du point de vue phylétique l'origine possible du prémaxillaire des Holostéens et des Actinoptérygiens supérieurs, distingue parmi les Palaeoniscoïdes quatre types morphologiques :

Type 1. — Les maxillaires se rejoignent sur la ligne médiane, au-dessous des os de canaux de la série infraorbitaire. Il n'y a pas de prémaxillaire. *Cornuboniscus budensis* (WHITE, 1936, fig. 1 B).

Type 2. — Les maxillaires ne se rejoignent pas sur la ligne médiane, ou sont recouverts par un autre élément osseux. Le bord antérieur de la bouche est alors formé par un os de canal de la série infraorbitaire, qui porte ou non des dents (rostro-antorbite-prémaxillaire, NIELSEN, 1942).

Palaeoniscus freieslebeni (WESTOLL, 1934, in ALDINGER, 1937, fig. 25); *Rhadinichthys fusiformis* (MOY-THOMAS et DYNE, 1938, fig. 17); *Canobius elegantulus* (Id., fig. 5); *Boreosomus* (NIELSEN, 1942, p. 333, fig. 73); *Haptolepis* (WESTOLL, 1944, p. 35, fig. 18 a).

Type 3. — Le retrait des maxillaires est encore plus prononcé, de sorte que des dents sont fixées sur le bord inférieur du lacrymal. Il existait, en outre, très probablement, un petit prémaxillaire pair. *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 136, fig. 28).

Type 4. — Il existe un véritable prémaxillaire, distinct du maxillaire et des os de canaux. Cet élément est impair chez *Canobius ramsayi* (MOY-THOMAS et DYNE, 1938, fig. 40 B) et *Birgeria groenlandica* (STENSIÖ, 1932, p. 113, fig. 41). Il est pair chez *Cheirolepis trailli* (WATSON, 1925, fig. 2 et 3).

On constate que la condition la plus généralement réalisée est celle correspondant au type 2. On peut la considérer comme typiquement palaeoniscoïde. Or, c'est également la condition des Polyptéridés. Par suite, il est probable que, chez les formes fossiles, il y avait aussi fusion au cours de l'ontogénèse entre un composant de canal et un composant dentigère. Ainsi se trouverait justifié l'emploi, dans le cas des Palaeoniscoïdes, du terme rostro-antorbite-prémaxillaire ou antorbite-prémaxillaire. La présence d'un prémaxillaire autonome chez les Actinoptérygiens serait secondaire et résulterait de l'individualisation des deux composants embryonnaires.

Lacrymal (suborbitaire antérieur, TRAQUAIR, 1871; infraorbitaire antérieur, ALLIS, 1922).

C'est un petit os triangulaire, formant la limite antéro-inférieure de l'orbite. Il renferme un organe sensoriel. Les pores n° 4 et 5 s'ouvrent respectivement à chacune de ses deux extrémités. Sur un *Polypterus bichir lapradei* de 30 mm., HOLMGREN et STENSIÖ (1936, p. 394) ont trouvé cet os rattaché postérieurement à l'infraorbito-maxillaire. Mais cette connexion n'est certainement pas un trait normal de l'embryogénèse, car elle n'a pas été retrouvée chez *Polypterus senegalus* par PEHRSON (1947). *Amia calva* possède également un lacrymal, mais de plus grande taille que celui des Polyptéridés. Il contient deux organes sensoriels, mais se développe à partir d'un seul blastème (PEHRSON, 1940, p. 12, fig. 11 et 12).

Infraorbito-maxillaire (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936). (Maxillaire, ALLIS, 1922).

Cet os est traversé dans sa partie médio-supérieure, c'est-à-dire la partie qui forme le bord ventral de l'orbite, entre le lacrymal et le postorbitaire, par une anse du canal infraorbitaire. Il renferme deux neuromastes. Les pores n° 6 et 7 s'ouvrent à sa surface. Antérieurement, l'infraorbito-maxillaire porte une rangée de fortes dents coniques, dans le prolongement de celles de l'antorbite-prémaxillaire. Cette partie rostrale dentigère de l'os s'avance sous le lacrymal et la partie postérieure de l'antorbite-prémaxillaire, jusqu'au-dessous du pore n° 3 du canal infraorbitaire. Elle s'enfonce en outre sous le cartilage de la région ethmoïdale du neurocrâne. Cette apophyse antéro-médiane (palatine process, ALLIS, 1922) s'appuie sur l'extrémité postérieure du dermopalatin et l'extrémité antérieure de l'ectoptérygoïde. La base de l'infraorbito-maxillaire est d'autre part reliée à une apophyse latérale de l'ectoptérygoïde (lateral process, ALLIS, 1922), juste en arrière de la rangée de dents. L'infraorbito-maxillaire est donc solidaire du squelette viscéral par l'intermédiaire des os de membrane associés au palato-carré. Enfin, postérieurement, l'infraorbito-maxillaire est relié par une longue

apophyse au préopercule. Beaucoup d'auteurs (WESTOLL, 1944, JARVIK, 1947, STENSIÖ, 1947) ont considéré comme une partie postérieure indépendante du maxillaire une plaque osseuse dermique mince, à surface externe tuberculeuse, qui se trouve en arrière de l'infraorbito-maxillaire, sous la partie antérieure du préopercule (os Y, TRAQUAIR, 1871 ; quadrato-jugal, PEHRSON, 1947 ; plaque maxillaire postérieure, STENSIÖ, 1947). Cet élément osseux, que j'appellerai ici supra-maxillaire, semble d'occurrence constante chez *Polypterus*, mais je ne l'ai pas trouvé sur les *Calamoichthys* que j'ai examinés.

PEHRSON (1947, p. 434, fig. 16) a montré que le développement de l'infraorbito-maxillaire est identique à celui de l'antorbito-prémaxillaire. Deux ébauches osseuses (infra- ou suborbitaires), formées autour des organes sensoriels n^{os} 6 et 7, se soudent à un élément dentigère (maxillaire s. str.). Au stade de 24 mm., représenté par PEHRSON, les organes sensoriels de la partie antérieure de la ligne de fossettes jugale horizontale ne sont en relation avec aucune ossification, étant situés plus haut que l'apophyse supéro-caudale du maxillaire. D'autre part, rien n'indique que cette apophyse ait eu une origine indépendante et représente de ce fait un composant embryonnaire distinct du maxillaire. Ces observations embryologiques vont donc à l'encontre de l'interprétation proposée par STENSIÖ (1947, fig. 19 B), suivant laquelle le composant que nous avons désigné comme maxillaire serait en réalité un supramaxillo-maxillaire, le composant supramaxillaire étant représenté par la partie postéro-supérieure de l'infraorbito-maxillaire qui, chez l'adulte, porte l'extrémité antérieure de la ligne de fossettes jugale horizontale.

Le développement de la plaque osseuse que je considère comme supra-maxillaire a été décrit par PEHRSON en ces termes : « A partir du point où le maxillaire, dans le spécimen de 24 mm., s'incurve dorsalement et quitte le repli maxillaire, il se prolonge caudo-ventralement par une mince membrane. Cette membrane est bien distincte du tissu conjonctif environnant, mais à cause de sa minceur elle peut difficilement être décrite comme un os. Elle est séparée du maxillaire par une fissure très étroite. La partie caudale de la lamelle qui se trouve à l'extérieur de la partie antérieure du *musculus adductor mandibulae* s'amincit caudalement et se change imperceptiblement en tissu conjonctif. La membrane reste dans le même état aux stades immédiatement ultérieurs, mais dans le spécimen de 101 mm. elle s'est changée en os véritable. » Le mode de développement de cet os et celui du maxillaire sont trop différents pour que l'on puisse admettre qu'il s'agisse de deux fragments d'un même élément osseux scindé au cours de la phylogénèse. Par contre, la formation du supramaxillaire de *Polypterus* peut être comparée à celle du supramaxillaire d'*Amia*, décrite par PEHRSON (1940, p. 27) : « Le supramaxillaire (jugal de certains auteurs) se développe, contrairement au maxillaire, très tard. Dans le spécimen de 31 mm. 5, il existe sous forme d'une plaque osseuse courte, située dans l'extrémité caudale du repli maxillaire, au-dessus de l'extrémité du maxillaire. » L'homologie entre le supramaxillaire des Polyptéridés et le supramaxillaire d'*Amia* est en outre confirmée par l'existence, chez *Amia*, d'un maxillaire et de deux infraorbitaires renfermant chacun un neuromaste. Ces os sont incontestablement homologues des trois composants embryonnaires de l'infraorbito-maxillaire de *Polypterus*, bien qu'ils restent indépendants les uns des autres à l'état adulte. MOY-THOMAS (1938, fig. 1 D) a toutefois signalé que, sur certains individus d'*Amia*, les deux infraorbitaires sont soudés en un seul os, mais celui-ci est toujours distinct du maxillaire.

Si nous examinons maintenant les Actinoptérygiens primitifs, nous constatons que le « maxillaire » comprenait deux régions : une suborbitaire basse et allongée, une postorbitaire élevée, prenant contact avec le préopercule. Cette dernière région qui portait le centre de radiation de l'os tend à diminuer d'importance chez les formes évoluées en même temps que le *suspensorium* se redresse.

D'après STENSIÖ (1947, p. 148), le « maxillaire » des Palaeonisciformes et des Subholostéens est un os complexe, un supramaxillo-maxillaire, qui représente à la fois le maxillaire et le supramaxillaire des Ganoïdes Holostéens et des Téléostéens. Le composant supramaxillaire se serait développé en relation avec

l'extrémité antérieure de la ligne sensorielle supramaxillaire transformée en ligne de fossettes. Cette interprétation implique évidemment que les lignes de fossettes avaient conservé leur pouvoir ostéogène chez les Actinoptérygiens palaeozoïques. L'existence d'un supramaxillaire et d'un maxillaire dans le groupe des Holostéens et des Téléostéens résulterait de l'individualisation des deux composants du supramaxillo-maxillaire primitif. Il convient d'ajouter que, chez les Holostéens et les Téléostéens modernes, dont les lignes de fossettes semblent toujours dénuées de pouvoir ostéogène, le supramaxillaire est devenu un os anamestique.

Des interprétations développées précédemment, on peut conclure que les Polyptéridés possèdent un maxillaire, deux infraorbitaires et, comme tous les Actinoptérygiens typiques, un supramaxillaire. Toutefois, les particularités suivantes doivent être soulignées. Au cours de l'évolution, qui s'est traduite notamment par une réduction de l'ouverture de la bouche, le maxillaire *s. str.* a subi une régression assez prononcée. La région postorbitaire a, pour ainsi dire, complètement disparu. La région suborbitaire qui porte les dents s'est soudée aux infraorbitaires. Enfin, l'ébauche du supramaxillaire, isolée par suite de la régression de la région postorbitaire du maxillaire, a glissé vers le bas et l'arrière jusqu'à se trouver dans le prolongement de l'infraorbito-maxillaire.

Quadrato-jugal (JARVIK, 1947).

En arrière du supramaxillaire se trouve, chez la plupart des Polyptères adultes, une seconde plaque osseuse dermique, au-dessous de la ligne de fossettes mandibulaires primaire d'HOLMGREN, et qui est interprétée par les auteurs comme un quadrato-jugal. J'ai retrouvé cet élément sur *P. bichir lapradei* et *P. endlicheri endlicheri*. Son développement est encore plus tardif que celui du supramaxillaire. Sur un *P. bichir lapradei* de 194 mm., stade encore juvénile, ainsi que l'atteste la présence de branchies externes bien développées, le supramaxillaire possède à peu près les mêmes dimensions relatives qu'à l'état adulte. Mais le quadrato-jugal n'est qu'une lamelle osseuse petite et noyée dans le derme. Sa taille augmente avec l'âge, et sur les adultes devient presque égale à celle du supramaxillaire. Au sujet de *P. senegalus*, PEHRSON déclare que, sur un spécimen de 101 mm., on trouve à la place du quadrato-jugal une assise de tissu conjonctif identique à celle au dépens de laquelle s'ossifie le supramaxillaire. Cependant, je n'ai jamais trouvé de quadrato-jugal ossifié sur des *P. senegalus* adultes. Son absence est certainement un caractère spécifique. Elle est également de règle chez *Calamoichthys*.

Le quadrato-jugal existe parmi les Palaeoniscoïdes, sinon fréquemment, du moins non exceptionnellement. Il a été signalé portant une ligne de fossettes sur un spécimen de *Canobius ramsayi* (WESTOLL, 1944, fig. 43), sur *Brachydegma caelatus* (DUNKLE, 1939, fig. 1), *Haplolepis tuberculata* (WESTOLL, 1944, fig. 18), *Pyritocephalus* (*Id.*, fig. 24 et 28). Le quadrato-jugal a été observé en outre, dans certains cas, sur des exemplaires de *Palaeoniscus freieslebeni* (WESTOLL, 1944, p. 73) et *Cheirolepis* (WESTOLL, 1937, fig. 4 A). Sur *Glaucolepis*, NIELSEN (1942, p. 155) a trouvé un quadrato-jugal en grande partie recouvert par le maxillaire, mais cependant visible de l'extérieur dans une encoche du bord caudal du maxillaire. Sur quelques exemplaires particulièrement bien conservés, la partie non recouverte de l'os, correspondant au centre de radiation, montre les traces d'une ligne de fossettes (NIELSEN, 1936, p. 38, fig. 19). Un élément analogue existait chez les Saurichthyidés (STENSIÖ, 1925, p. 103, fig. 21), *Ospia* (STENSIÖ, 1932, p. 259, fig. 84), ainsi que chez les Esturgeons modernes (d'après STENSIÖ, 1925, p. 103). Le quadrato-jugal persiste également chez les Holostéens typiques et les Téléostéens. Celui d'*Amia* se fusionne avec le symplectique, tandis que ceux de *Lepisosteus*, des Pholidophoridés, des Leptolépides et des Téléostéens sont incorporés au quadratum, juste en avant du symplectique (STENSIÖ, 1947, p. 174). Il est probable que le quadrato-jugal sera retrouvé sur des formes primitives où il était

passé jusqu'à présent inaperçu, car cet élément présente souvent des indices de régression. Chez *Glaucolepis*, par exemple, il est en grande partie recouvert par le maxillaire, et son épaisseur décroît depuis le bord caudal, visible de l'extérieur, jusqu'à la région antéro-dorsale très mince. NIELSEN en conclut que le quadrato-jugal, du fait qu'il est recouvert par le maxillaire, est engagé dans un processus de réduction rostro-caudale. Sa disparition chez les Palaeoniscoïdes où il n'a pas été retrouvé serait due « à sa réduction complète, plutôt qu'à sa fusion avec d'autres os dermiques ». Le quadrato-jugal des Polyptéridés est également un élément en cours de disparition puisqu'on ne le trouve typiquement développé que chez certaines espèces.

Postorbitaire (suborbitaire postérieur, TRAQUAIR, 1871).

Cet os de petite taille, formant la limite postérieure de l'orbite, est parfois recouvert en partie par le plus antérieur des os préspiraculaires. Il contient un organe sensoriel, et à sa surface s'ouvre le pore n° 8. *Amia calva* possède deux postorbitaires de grande taille ; l'inférieur renferme deux neuromastes, le supérieur un neuromaste. Ces deux os sont parfois fusionnés en un seul (MOY-THOMAS, 1938, fig. 1 B, D).

Dermosphénotique (DE BEER, 1937) (postfrontal, TRAQUAIR, 1871 ; sphénotique, BRIDGE 1860, POLLARD 1892 ; postfronto-sphénotique, ALLIS 1922).

Cet os renferme un organe sensoriel. A sa surface s'ouvre le pore n° 9, au point de jonction du canal infraorbitaire et du canal supraorbitaire. Au stade de 24 mm., le dermosphénotique est développé comme un os de canal typique, mais à 27 mm., il est déjà fusionné à une ossification périchondrale (autosphénotique) correspondant à l'apophyse postorbitaire (PEHRSON, 1947, p. 438). A 46 mm., il est impossible de distinguer l'un de l'autre les deux composants (fig. 28). Toutefois, leur existence est suggérée par le simple examen de l'os adulte. TRAQUAIR avait parfaitement noté la différence entre la « partie postérieure jaunâtre, à aspect spongieux, projetée vers le bas comme une petite plaque verticale à l'angle postéro-externe de l'os frontal » (autosphénotique), et « la partie antérieure blanche et compacte, aplatie dans le sens horizontal, et située immédiatement sous le frontal, le long de son bord externe, à l'arrière de l'orbite » (dermosphénotique).

Sauf dans le cas du Téléostéen *Dactylopterus* (ALLIS, 1909, p. 172), les deux composants sont toujours distincts, comme chez *Amia*, dont le dermosphénotique renfermant un neuromaste recouvre l'autosphénotique. De même dans le groupe des Palaeoniscoïdes, le dermosphénotique est un os de canal participant comme les autres à la formation du revêtement dermique superficiel du neurocrâne. *Birgeria*, pour ne citer qu'un seul exemple où l'autosphénotique est une ossification autonome, possède un sphénotique (dermosphénotique postérieur, STENSIÖ, 1932), traversé dans toute sa longueur par le canal infraorbitaire. Cet os était situé latéralement, au niveau de la région médiane du frontal, en avant du dermoptérotique (supratemporo-intertemporal, STENSIÖ, 1932). Il recouvrait la partie antérieure de l'apophyse postorbitaire, dont il était complètement distinct. Dans le cas des Polyptéridés, il est évident que la fusion du dermosphénotique au neurocrâne est secondaire. Elle est liée à la position tout à fait particulière du composant dermique, en partie recouvert par le frontal, de sorte que vu d'en haut, seul son bord latéral est visible dans le sillon qui sépare le frontal des osselets préspiraculaires. Au cours de la phylogénèse, le dermosphénotique a donc subi un enfoncement, à la suite duquel il est entré en contact étroit avec l'autosphénotique situé au-dessous. Cet enfoncement a, d'autre part, permis au bord latéral du frontal de s'étendre superficiellement sur la région recouverte par le dermosphénotique, lorsque celui-ci occupait sa position primitive normale.

Dermoptérotique (pariétal, MÜLLER 1846, TRAQUAIR 1871 ; squamoso-pariétal, Van WIJHE 1882, ALLIS 1900 ; pariéto-dermoptérotique, ALLIS 1922 ; pariéto-supratemporo-intertemporal, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936).

Le dermoptérotique renferme deux organes sensoriels. Le pore n° 10 s'ouvre en son milieu, près du bord latéral, au niveau de la ligne de fossettes médiane. L'os est rétréci antérieurement, son bord latéral rabattu vers le bas formant la paroi médiane de l'ouverture spiraculaire. Les deux dermoptérotiques se rejoin-

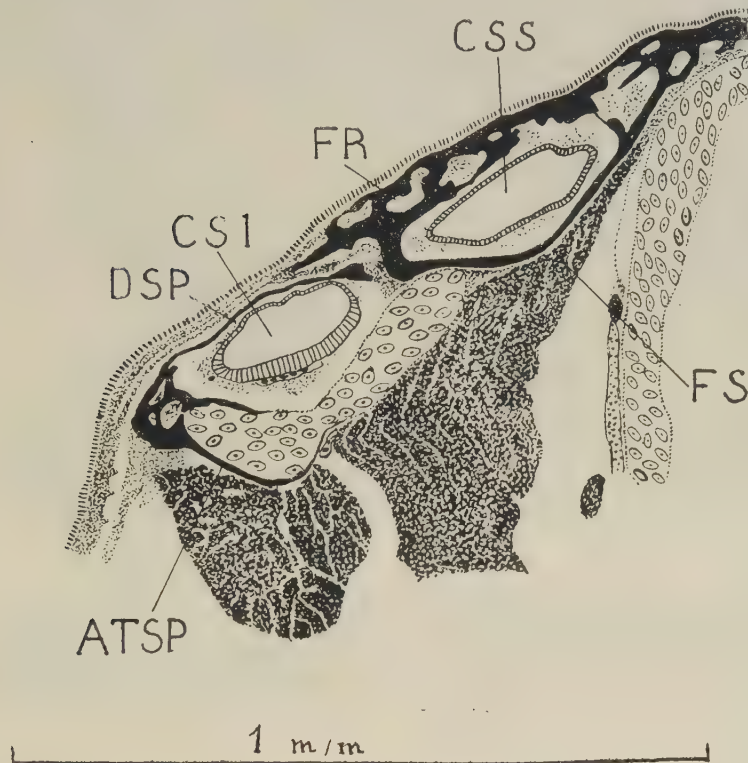


FIG. 28. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Coupe transversale du sphénotique dont les deux composants sont déjà soudés.

ATSP, autosphénotique.

CSI, canal sensoriel infraorbitaire.

CSS, canal sensoriel supraorbitaire.

DSP, dermosphénotique.

FR, frontal.

FS, fontanelle supraorbitaire.

gnent sur la ligne médiane, car il n'y a pas de pariétal, et se prolongent chacun par une longue et forte apophyse caudale (Fig. 29). Au stade de 24 mm. (PEARSON, 1947, p. 439, fig. 16, 17), il existe une échancrure latérale au niveau du pore, indiquant que l'os est formé par la fusion de deux ébauches apparaissant chacune autour d'un neuromaste. Cette formation embryologique explique l'anomalie figurée par AYRES (1851, pl. 6, fig. 4) sur un *P. palmas*, dont le dermoptérotique était scindé de chaque côté en deux os situés l'un derrière l'autre.

Le dermoptérotique d'*Amia* se forme à partir de trois ébauches osseuses

(PEHRSON, 1940, p. 14), correspondant aux trois neuromastes renfermés dans l'os adulte, mais les deux ébauches antérieures se réunissent très tôt l'une à l'autre, de sorte que l'on peut dire que le dermoptérotique résulte de la fusion de deux rudiments osseux embryonnaires.

Le dermoptérotique est souvent appelé supratemporo-intertemporal. Mais l'origine embryologique double de l'os ne prouve pas nécessairement la fusion phylogénétique de deux composants primitivement indépendants. On ne connaît en effet aucun Actinoptérygien, même parmi les Palaeoniscoides primitifs, qui possède à la fois un supratemporal et un intertemporal. Je préfère dans ces conditions utiliser le terme dermoptérotique qui ne préjuge pas de la signification des deux ébauches embryonnaires et n'implique pas leur homologie avec le supratemporal et l'intertemporal que l'on trouve bien développés dans les divers groupes de Crossoptérygiens.

Les Polyptères ne possèdent pas de pariétaux. PEHRSON a trouvé cependant, aux stades de 24, 27 et 29 mm., un vestige de cet élément sous forme d'un *primordium*, situé au-dessous de la ligne de fossettes postérieure. Il disparaît ensuite entièrement, et la ligne de fossettes se trouve finalement à la surface du dermoptérotique.

La disparition des pariétaux a été observée dans plusieurs groupes d'Actinoptérygiens fossiles. Le pariétal de *Glaucolepis stensioei*, par exemple, était en partie recouvert par les frontaux et les dermoptérotiques. Les parties situées ainsi sous les os adjacents diminuent progressivement d'épaisseur vers leurs bords. NIELSEN (1942, p. 124) en conclut que le pariétal des ancêtres de *Glaucolepis* devait s'étendre davantage en direction rostrale, et que, si le processus de régression s'était poursuivi, le pariétal aurait disparu entièrement de la voûte du crâne, sans se fusionner à un autre élément osseux. Un cas de réduction également net est celui des pariétaux des Saurichthyidés (STENSIÖ, 1925, fig. 20, 41, 45 et 53). Ils ne sont plus représentés que par une ossification

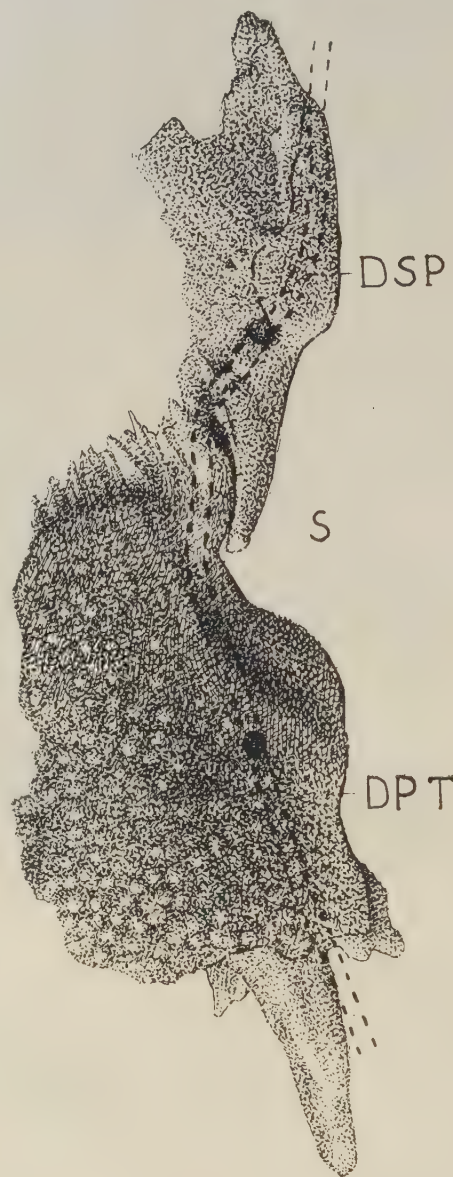


FIG. 29. — *Polypterus endlicheri* endlicheri. Vue dorsale du dermosphénotique et du dermoptérotique droits. Le trajet du canal sensoriel infraorbitaire est indiqué par un double trait interrompu. La dépression latérale à droite correspond à l'ouverture du spiraculum.

DPT, dermoptérotique.

DSP, dermosphénotique.

S, ouverture du spiraculum.

paire très petite (fragmentée en deux chez l'espèce *S. ornatus*), en arrière de laquelle les dermoptérotiques présentent une longue suture médiane. L'absence de pariétaux a en outre été notée dans les genres *Luganoia* (BROUGH, 1939, p. 39-49), *Pyritocephalus* et *Haplolepis* (sauf les deux espèces *H. ovoidea* et *H. attkeyi*, WESTOLL, 1944, p. 68). Il semble bien que dans ces derniers cas, la disparition des pariétaux soit due à une régression comme pour les Polyptéridés, et non à une soudure.

Extrascapulaires (supratemporaux, ALLIS, 1922).

Il existe normalement trois extrascapulaires de chaque côté : deux en ligne transversale, que nous appellerons médian et latéral, et un situé légèrement en

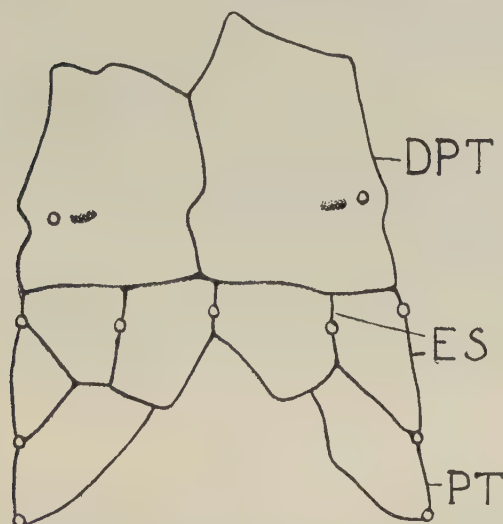


FIG. 30. — *Polypterus senegalus* adulte. Asymétrie affectant les dermoptérotiques et les extrascapulaires.

DPT, dermoptérotique.
ES, extrascapulaires.
PT, posttemporal.

arrière des précédents que nous appellerons postérieur (suprascapulaire, PEHRSON, 1947). Chacun de ces trois os contient un organe sensoriel. Les deux premiers sont traversés par la commissure supratemporale, le troisième par le canal infraorbitaire seulement. Sur certains individus de *P. senegalus* et de *P. bichir lapradei*, et d'un seul côté du crâne, j'ai trouvé un os unique occupant la situation de l'extrascapulaire latéral et de l'extrascapulaire postérieur (fig. 30). Une anomalie identique a été signalée sur *P. endlicheri congicus* (JARVIK, 1947, p. 75, fig. 6 E), et sur *P. retropinnis retropinnis* (POLL, 1942, fig. 19). Une telle fusion semble donc être d'occurrence assez fréquente. Par contre, POLL (*id.*, fig. 10) a signalé sur *P. weeksii* une fragmentation de l'extrascapulaire postérieur en trois petites plaques osseuses. Il semble que les os suprascapulaires doivent être considérés comme un ensemble susceptible de fusions ou de subdivisions, sans que ces modifi-

cations aient la moindre valeur phylétique. Une autre anomalie curieuse a été trouvée par JARVIK sur un exemplaire de *P. senegalus*. Il s'agit de la fusion de l'extrascapulaire médian droit au dermoptérotique adjacent, phénomène qui semble dû à un déplacement de la commissure sensorielle.

Amia calva possède un seul extrascapulaire pair, de grande taille, contenant trois organes sensoriels, alors que le genre fossile voisin, *Sinamia* (STENSIÖ, 1935), ne possède pas moins de quatre (peut-être cinq) extrascapulaires pairs. En outre, sur certains individus, les éléments adjacents peuvent être fusionnés de diverses manières. JARVIK a fait remarquer que le plus latéral des extrascapulaires de *Sinamia* n'était pas traversé par la commissure supratemporale, ce qui est également le cas pour l'extrascapulaire des Polyptéridés.

A la sortie de l'extrascapulaire des Polyptéridés, le canal infraorbitaire traverse le posttemporal (suprascapulaire de certains auteurs, voir JARVIK, 1944, p. 4, en note) qui relie le crâne dermique à la ceinture scapulaire.

III. Série préoperculo-mandibulaire

Dento-splénial (dentaire, ALLIS, 1922 ; dentaire-infradentaire, JARVIK, 1947).

Le dento-splénial, qui recouvre latéralement la région antérieure de la mandibule, renferme trois neuromastes. Son bord supérieur est garni d'une rangée de fortes dents coniques. A sa surface s'ouvrent quatre pores. Le premier situé à la symphyse médiane est un pore double. Le quatrième se trouve à la limite entre le dento-splénial et l'angulo-splénial. Le développement du dento-splénial des Polyptéridés a été décrit par PEHRSON (1947, p. 443, fig. 16). L'organe sensoriel le plus antérieur de la série préoperculo-mandibulaire est entouré, au stade de 24 mm., par une ossification entièrement indépendante d'une ébauche osseuse plus profonde (dentaire *s. str.*). Les organes n^{os} 2 et 3 sont également entourés par un tube osseux, mais celui-ci est soudé au dentaire, sauf dans sa partie antérieure, où l'os de canal correspondant au deuxième neuromaste est libre. Le développement de l'os de canal (splénial) débute donc dans la partie caudale et progresse vers l'avant. L'os définitif est du type à deux composants, comme l'antorbito-prémaxillaire et l'infraorbito-maxillaire.

Tous les Actinoptérygiens présentent ainsi, à l'avant de la mandibule, une ossification dermique unique sans trace de suture, traversée par le canal sensoriel préoperculo-mandibulaire, et portant des dents. Il est probable que cet os est, dans tous les cas, un dento-splénial. Son mode de formation à deux composants est en effet identique pour toutes les formes modernes, *Polypterus*, *Amia* (PEHRSON, 1940, p. 28-34), *Lepisosteus* (HAMMARBERG, 1937, p. 302-306), *Salmo* (DEVILLERS, 1947, p. 33-34), etc... C'est seulement dans le groupe des Crossoptérygiens que le dentaire est indépendant des os de canaux spléniaux ou infradentaires.

Angulo-splénial (dermarticulaire, ALLIS, 1922 ; angulaire, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936 ; infradentaire 4+5, JARVIK, 1947 ; suprangulo-angulaire, STENSIÖ, 1947).

Cet os s'étend en arrière du dento-splénial, jusqu'à l'extrémité du *processus retroarticularis*. Il renferme deux neuromastes et à sa surface s'ouvrent les pores n^{os} 5 et 6. D'après PEHRSON, cet os se formerait comme le dento-splénial. Toutefois, au stade de 24 mm., les deux ébauches osseuses tubulaires spléniales, développées autour des neuromastes n^{os} 4 et 5, étaient déjà soudées au composant de membrane ou angulaire *s. str.* Le développement de l'angulo-splénial des Polyptéridés serait en fait identique à celui d'*Amia* (PEHRSON, 1940, p. 34) et de *Salmo* (DEVILLERS, 1947, p. 34). L'angulaire de beaucoup d'Actinoptérygiens est surmonté d'un os dermique indépendant, le suprangulaire, *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 169, fig. 39 A), *Boreosomus* (*Id.*, p. 343), *Nematoptychius* (WATSON, 1928, p. 59-61), *Saurichthys* (STENSIÖ, 1925, p. 108, fig. 21). Cet élément est souvent en partie recouvert par les autres os dermiques. Il est également bien développé chez *Uspia* (STENSIÖ, 1932, p. 258, fig. 82 A et 84), et les Holostéens dont il recouvre latéralement l'apophyse coronoïde. Celui d'*Amia* se développe indépendamment et relativement tard. Chez les Polyptéridés, le suprangulaire n'existe ni à l'état d'os autonome, ni à l'état d'ébauche embryonnaire transitoire.

Préopercule (os de la joue, TRAQUAIR, 1871 ; squamoso-préopercule, ALLIS, 1919).

La région jugale des Polyptéridés est recouverte par un os dermique de grande taille, le préopercule. La partie centrale de cet os, située directement sous l'épiderme, présente une surface externe tuberculeuse, visible sur l'animal vivant. Elle est entourée de trois prolongements osseux, enfoncés plus profondément dans le derme et qui ont une surface lisse. Postéro-dorsalement, une apophyse courte et

large, particulièrement bien indiquée sur le préopercule de *P. endlicheri*, s'enfonce sous le plus antérieur des osselets postspiraculaires. Postéro-ventralement, une apophyse vaguement quadrangulaire, oblique vers l'avant, se dirige vers le *processus retroarticularis* de la mandibule. Enfin, antérieurement, une apophyse longue et pointue (apophyse préoperculaire, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936) s'enfonce sous l'infraorbito-maxillaire. Ce dernier os présente une apophyse identique, mais dirigée vers l'arrière (apophyse infraorbitaire, HOLMGREN et STENSIÖ, *id.*), qui passe au-dessus de la précédente et sous le préopercule, de sorte que les deux os sont solidement reliés l'un à l'autre. Le canal sensoriel préoperculo-mandibulaire traverse de bas en haut le préopercule, en longeant le bord caudal de l'os. Il renferme trois neuromastes. Les pores sensoriels n°s 7 et 8 s'ouvrent

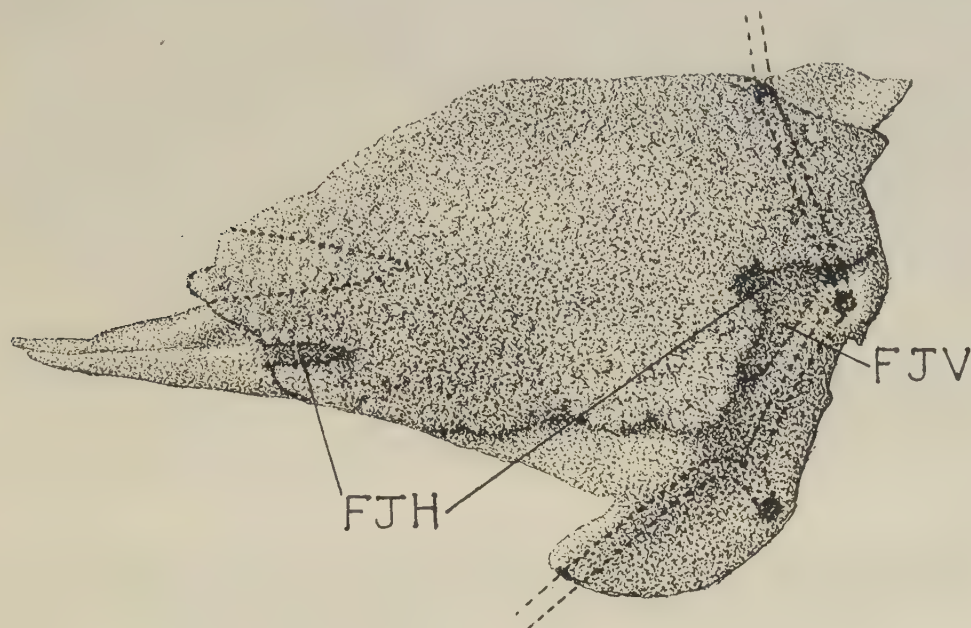


FIG. 31. — *Polypterus endlicheri endlicheri*. Préopercule gauche. Le trajet du canal sensoriel préoperculo-mandibulaire est indiqué par un double trait interrompu. A gauche, en trait interrompu, impression interne correspondant à l'apophyse caudale de l'infraorbito-maxillaire.

FJH, impression correspondant à la ligne de fossettes jugale horizontale.
FJV, impression correspondant à la ligne de fossettes jugale verticale.

près du bord postérieur. Le canal se termine dorsalement par un pore situé à la base et en avant de l'apophyse postéro-dorsale. La surface du préopercule est marquée de dépressions qui correspondent aux lignes de fossettes jugales (Fig. 31).

Le début du développement du préopercule n'a pu être observé. Au stade de 24 mm., l'os est déjà formé. Un tube osseux entoure les neuromastes n°s 7 et 8 et se prolonge vers l'avant sous forme d'une lamelle osseuse. Rien n'indique qu'il s'agisse d'autre chose que d'une apophyse rostrale de l'os de canal. Le troisième neuromaste n° 6 est également le centre d'une ossification qui se soude à la précédente au stade de 29 mm. Ce primordium blastématique présente un arrangement binaire, analogue à celui qui avait déjà été signalé chez *Amia*. Il est probable que cette particularité caractérise aussi le développement de la partie dorsale du préopercule (PEHRSON, 1947, p. 445-446, fig. 16).

D'après POLLARD (1892), l'os de la joue des Polyptères résulterait de la sou-

ture au préopercule d'éléments homologues des postorbitaires d'*Amia*. Cette interprétation ne peut être admise puisque le préopercule des Polyptéridés n'a aucune relation avec le canal sensoriel infraorbitaire. COLLINGE (1896) admet la soudure au préopercule d'os homologues des infraorbitaires de *Lepisosteus*. Il ajoute que, sur les crânes jeunes, les deux composants sont séparés dorsalement par un sillon distinct et ventralement par une suture. Ces observations, qui n'ont jamais pu être confirmées, sont certainement erronées. Pour ALLIS (1919 a ; 1922, p. 238-239), le préopercule est également formé de deux composants : « un superficiel de grande taille, en forme de plaque, et un plus profond, le long de la surface médiane du bord postérieur du composant superficiel, et se prolongeant ventralement au-dessous de celui-ci par une apophyse forte et obtuse ». Le composant superficiel correspondrait à la région centrale de l'os dont la surface est tuberculeuse, et à l'apophyse antérieure : il serait l'homologue du squamosal des Crossoptérygiens. Le composant profond correspondrait à la région traversée par le canal sensoriel et qui est effectivement beaucoup plus épaisse que les parties médiane et antérieure de l'os : il serait l'homologue du préopercule d'*Amia* et des Téléostéens. Cette interprétation a été adoptée par HOLMGREN et STENSIÖ (1936), et par JARVIK (1947).

Enfin, d'après STENSIÖ (1947, fig. 19 B), le préopercule de *Polypterus* serait formé de trois composants : un préopercule *s. str.*, un supramaxillaire et un postmaxillaire. Cette dernière interprétation découle d'une théorie générale sur l'évolution des lignes sensorielles de la région jugale des Poissons et des os dermiques correspondants, théorie qu'il est impossible d'exposer ici même sommairement. Disons seulement que STENSIÖ (1947, p. 68) distingue dans le groupe des Actinoptérygiens trois types de préopercules : un dit palaeoniscoïde qui se rencontre parmi les Palaeoniscoïdes, les Subholostéens et les Parasémionotidés ; un dit holostéen et un dit téléostéen.

Le préopercule palaeoniscoïde est généralement plus large dans sa partie dorsale. Le canal sensoriel longe le bord caudal de l'os ; sa moitié supérieure est nettement incurvée vers l'avant. Cet os complexe résulterait de la fusion : 1) d'un préopercule proprement dit formé autour du canal sensoriel préoperculaire ; 2) d'un composant supramaxillaire formé en relation avec la ligne sensorielle de même nom, dont proviennent les lignes de fossettes jugales horizontales ; 3) d'un composant postmaxillaire, formé en relation avec la ligne sensorielle de même nom, dont proviennent les lignes de fossettes jugales verticales ; 4) de composants anamestiques. Le supraopercule, lorsqu'il en existe un, est traversé par le canal préoperculaire. Il représente la partie la plus dorsale du préopercule *s. str.* et la partie correspondant à l'extrémité postérieure de la ligne supramaxillaire.

Le préopercule holostéen est de largeur uniforme de haut en bas. Le canal sensoriel est médian, et sa moitié ventrale est incurvée vers l'avant. Il résulterait lui aussi de la fusion de trois composants comme il a été dit précédemment ; il ne diffère du préopercule palaeoniscoïde que par l'absence des ossifications correspondant aux parties médiane et antérieure de la ligne supramaxillaire, et par l'absence de composant anamestique antéro-dorsal. Cette théorie serait confirmée dans une certaine mesure par la présence de blastèmes binaires aux premiers stades de l'ontogénèse du préopercule d'*Amia*, particularité qui semble également exister dans le cas des Polyptéridés. Cette double série de blastèmes correspondrait aux neuromastes de la partie postérieure de la ligne supramaxillaire et de la ligne préoperculaire accolées.

Le préopercule téléostéen correspond seulement à la partie ventrale du préopercule palaeoniscoïde.

D'après STENSIÖ, le préopercule des Polyptères serait du type palaeoniscoïde. Mais, étant donné que la partie antérieure et médiane de la ligne de fossettes jugale horizontale ne joue certainement aucun rôle dans sa formation, ainsi qu'il résulte des observations de PEHRSON, il est préférable de le rapprocher du type holostéen. Cette conclusion s'accorde d'ailleurs avec les caractères holostéens que nous avons remarqués maintes fois au sujet des os dermiques du crâne. On sait

enfin que le *suspensorium* des Actinoptérygiens primitifs est oblique et qu'il tend à se redresser au cours de la phylogénèse pour devenir vertical ou presque chez les Holostéens. Cette évolution peut être suivie dans certains groupes, tels que celui des Catoptéridés (BROUGH, 1936, p. 391) ou des Perléidés. Elle se traduit, relativement au préopercule, par un redressement du canal sensoriel et du bord caudal de l'os. Sous ce rapport, les Polyptéridés s'apparentent franchement aux Holostéens et aux formes modernes.

IV. Série operculo-gulaire

La série operculo-gulaire des Polyptéridés comprend : 1) un opercule de grande taille, convexe et s'étendant largement vers l'arrière ; 2) un subopercule triangulaire, occupant le coin antéro-ventral de l'opercule. Il est typiquement développé chez *P. bichir* et *P. endlicheri*, plus petit chez *P. senegalus*, et totalement absent chez *Calamoichthys calabaricus*. D'après POLL (1942, p. 306), le subopercule de *P. retropinnis* présente une tendance à l'atrophie. « Il est invisible chez le jeune, ne devenant extérieurement apparent qu'au-dessus de la taille de 180 mm. ; 3) un gulaire pair, couvrant toute la région ventrale située entre les mandibules. Il porte à peu près en son milieu la ligne de fossettes gulaire, dont la position coïncide avec celle du centre de radiation de l'os.

Le développement de ces os n'a pas été décrit, et au stade de 46 mm., je les ai trouvés dans le même état que sur les adultes. Sur un *P. senegalus* de 330 mm. récolté au Katanga, POLL (1933) a signalé une anomalie consistant dans la fragmentation du gulaire gauche en deux plaques osseuses. Il n'est pas sûr que cette anomalie résulte de la non soudure de deux ébauches embryonnaires comme dans les cas de fragmentation du frontal et du dermoptérotique relatés précédemment. En effet, l'ensemble des deux gulaires gauches ne présente pas le même développement que le gulaire droit. Je serais plutôt tenté d'interpréter ce cas comme le résultat d'un traumatisme intervenu au cours de la vie du Polyptère.

La plupart des Palaeoniscoïdes et des Subholostéens possèdent un opercule et un subopercule sensiblement égaux. Ventralement, ces deux os sont prolongés par une série de rayons branchiostèges, plus ou moins nombreux, et par une plaque osseuse triangulaire médiane, ou gulaire impair. La série operculo-gulaire des Holostéens diffère du type précédent par la présence d'un interopercule. Cet élément fait son apparition chez les Parasémionotidés. Il résulte de la spécialisation du premier rayon branchiostège, ainsi que PIVETEAU (1934 b, p. 80) l'a mis en évidence. Une évolution différente s'est produite selon WESTOLL (1944) chez les Haplolépidés. Dans ce dernier groupe, on assiste à une modification progressive du type palaeoniscoïde primitif, par réduction du nombre des rayons branchiostèges, et par développement de plaques gulaires de grande taille. On peut reconnaître encore trois rayons branchiostèges sur *Haplolepis tuberculata*, et entre ceux-ci et le gulaire médian, une plaque osseuse portant une ligne de fossettes transversale, que l'on peut appeler gulaire pair. Les rayons branchiostèges ont disparu chez les autres *Haplolepis*, de sorte qu'il existe une discontinuité osseuse entre le subopercule et les gulaires. Celle-ci était probablement comblée par une membrane, analogue à celle qui réunit l'opercule et le subopercule au gulaire des Polyptéridés. Les Catoptéridés ne possèdent pas non plus de rayons branchiostèges typiques. Mais, immédiatement sous le subopercule, se trouvent deux plaques osseuses (*Daedalichthys higginsi*, BROUGH, 1931), une seule (*Helichthys elegans*, BROUGH, 1931 ; *Brookvalia gracilis*, WADE, 1935), ou même aucune (*Catopterus redfieldi*, BROUGH, 1931).

La série operculo-gulaire des Polyptéridés, caractérisés par l'absence de rayons branchiostèges, et d'interopercule, ainsi que par la discontinuité entre le subopercule et l'unique gulaire pair, ne peut être comparée qu'à celle des Haplo-

lépidés. Elle en diffère par l'absence de gulaire médian et de rayons branchiostèges, et par le plus grand développement de l'unique gulaire pair subsistant. La présence d'une ligne de fossettes sur le gulaire pair des Haplolépidés et sur celui des Polyptéridés, sans constituer un argument absolument démonstratif, suggère cependant une homologie réelle entre les plaques osseuses en question. Il y aurait eu, au cours de l'évolution des Polyptéridés, disparition d'un gulaire médian en plus de celle des rayons branchiostèges.

V. Série spiraculaire

Les Polyptères sont les seuls Poissons osseux qui possèdent, entre les os de la voûte du crâne de la série infraorbitaire d'une part, le préopercule et l'opercule d'autre part, une rangée de petites plaques osseuses dites spiraculaires. En fait, le spiraculum s'ouvre sous les deux plaques médianes de la série dont le bord médian libre peut se soulever comme un opercule. L'ouverture spiraculaire s'étend le long du bord latéral du dermoptérotique et de la facette supérieure de l'hyomandibulaire accessoire. En arrière de ces deux os spiraculaires proprement dits, se trouvent 2 à 5 (généralement 3 à 4) os postspiraculaires, et en avant 2 à 8 os préspiraculaires. Le nombre de ces éléments osseux n'est pas fixe. Les variations individuelles sont très étendues et même la série droite et la série gauche ne sont pas symétriques sur la plupart des individus. La forme des os est également variable, et on observe souvent une scission longitudinale secondaire de certains os préspiraculaires et de l'os spiraculaire antérieur, comme je l'ai constaté sur plusieurs individus de *P. senegalus* (Fig. 32) et de *P. bichir lapradei*. Ce phénomène est parfois très accusé chez *P. weeksi*. D'après POLL (1942, p. 161, fig. 4 et 5), 6 os peuvent se dédoubler dans la série préspiraculaire, et il est exceptionnel qu'aucun os ne soit dédoublé. « Chose curieuse, c'est chez les exemplaires adultes que l'on remarque les dédoublements les plus poussés, comme si ce phénomène était en rapport avec la croissance. » Il convient d'ajouter que *P. weeksi* est remarquable également par la fragmentation de certains os de la voûte crânienne, notamment des extrascapulaires postérieurs et des posttemporaux, de sorte que l'on peut considérer comme un caractère spécifique cette tendance exagérée à la fragmentation de certains os dermiques.

Le développement des os spiraculaires des Polyptéridés n'a pas été décrit. HOLMGREN et STENSIÖ (1936, p. 397) disent seulement que, sur un jeune de 45 mm., trois noyaux osseux sont présents, représentant les deux os spiraculaires et un os préspiraculaire. Sur *P. senegalus* au stade de 46 mm., j'ai trouvé la série spiraculaire dans un état

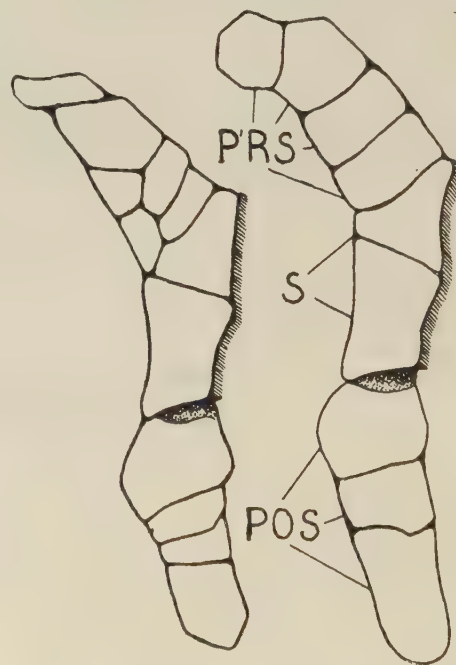


FIG. 32. — *Polypterus senegalus*. Variations individuelles dans la série spiraculaire gauche.

POS, os postspiraculaires.
PRS, os préspiraculaires.
S, os spiraculaires.

de développement beaucoup plus avancé. Les deux os spiraculaires sont présents. En outre, il existe en arrière trois autres os dont le plus antérieur est relativement épais, les deux autres lamelleux. Les éléments préspiraculaires, par contre, ne sont pas encore ossifiés et ne se distinguent pas nettement les uns des autres, ni du tissu conjonctif environnant.

Il est vraisemblable que la plupart des Actinoptérygiens primitifs possédaient un spiraculum fonctionnel, s'ouvrant à l'extérieur entre les os dermiques de la voûte du crâne. Chez *Birgeria*, « tout semble indiquer qu'il y avait un spiraculum développé exactement comme celui des Esturgeons » (STENSIÖ, 1932, p. 101, fig. 37). L'élément osseux désigné dans ce cas comme os spiraculaire est situé au niveau de la suture, entre le dermosphénotique et le dermoptérotique. Il présente une échancrure sur son bord latéral; il était donc médian par rapport à l'ouverture du spiraculum et ne peut, pour cette raison, correspondre exactement à aucun des os de la série spiraculaire des Polyptéridés. Le long du bord latéral de la partie antérieure du dermoptérotique, et postérieurement au dermosphénotique, existe, sur l'holotype de *Perleidus stochiensis*, un os assez long et étroit qui ne peut être considéré que comme un os spiraculaire (STENSIÖ, 1932, p. 216, fig. 67-68). Un élément homologue était présent chez *P. madagascariensis* (PIVETEAU, 1934 b, p. 44, fig. 28) et probablement aussi chez *P. woodwardi*, où il aurait été représenté par les fragments d'os trouvés antéro-dorsalement au préopercule, entre celui-ci et la voûte dermique du crâne (STENSIÖ, 1921).

Il semble, en outre, assez probable que les os préspiraculaires des Polyptéridés soient homologues de certains éléments dermiques désignés généralement sous le nom de suborbitaires (STENSIÖ, 1947, p. 148, 176). Doivent être considérés comme tels, la petite plaque osseuse immédiatement en avant de l'ouverture du spiraculum de *Saurichthys* (STENSIÖ, 1925, p. 92, fig. 21, Px) et les ossifications couvrant la région comprise entre le préopercule et les os de la série infraorbitaire chez *Birgeria* (STENSIÖ, 1932, p. 103, fig. 41), *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, fig. 27, 30), *Boreosomus* (*Id.*, fig. 69), *Parasemionotus* (PIVETEAU, 1934 b, p. 67, fig. 48), *Haplolepis* (WESTOLL, 1944), etc...

D'une façon générale, les ossifications dermiques anamestiques sont sujettes à une grande variabilité. Elles n'ont guère de valeur au point de vue phylogénétique, et leurs homologues sont toujours très difficiles à établir. L'ensemble de la série spiraculaire des Polyptéridés est peut-être une acquisition récente. Elle semble en tout cas s'être développée le long d'une lacune longitudinale secondaiement apparue dans le revêtement dermique du crâne. Un tel phénomène n'a pu être causé que par des modifications architecturales importantes du neurocrâne dans la région correspondante. Or, nous avons vu, à propos de la disparition de la fosse de Bridge primitive, que de telles modifications ont dû réellement se produire au cours de la phylogénèse des Polyptéridés.

SQUELETTE VISCERAL

I. Palato-carré

Le développement de l'arc mandibulaire des Polyptéridés est encore mal connu dans ses détails. Un seul point mérite d'être signalé : la présence, aux stades de 8,3 et 9 mm., d'une apophyse otique bien développée à la partie postéro-dorsale du palato-carré cartilagineux (MOY-THOMAS, 1933 *a* ; DE BEER, 1937, p. 80). Cette apophyse a été décrite « dirigée vers la capsule otique » et représentée latérale à l'apophyse prootique qui forme la partie supérieure de la commissure latérale. Mais les relations entre ces diverses structures n'ont pas été précisées. Si, selon les vues d'HOLMGREN (Cf. cavité trigémino-faciale), la commissure latérale est d'origine viscérale et représente un *processus oticus internus*, l'apophyse otique du palato-carré des Polyptéridés serait un *processus oticus externus*. Toujours est-il qu'il régresse et disparaît très tôt, sans laisser de trace, semble-t-il. Au stade de 30 mm., il est déjà considérablement réduit, et à 46 mm. je n'en ai retrouvé aucun vestige.

Le palato-carré des Polyptéridés ne s'ossifie que partiellement et tardivement, à partir de deux centres distincts. L'un, donnant naissance à l'autopalatin, se développe à l'extrémité antérieure de l'arc cartilagineux. Il repose sur la face supérieure de l'ectoptérygoïde à laquelle il n'est pas soudé, même chez les individus âgés. Sur ce point, mes observations confirment celles d'ALLIS (1922, p. 244), mais non celles de Van WIJHE (1882). L'autopalatin reste de faible taille. Sa face dorsale est recouverte de cartilage et prend contact avec le cartilage qui recouvre ventralement l'ectethmoïde. Le second centre d'ossification se développe à l'extrémité postérieure du palato-carré. Il donne naissance au *quadratum* qui s'articule avec la mandibule. Le *quadratum* et l'autopalatin sont réunis par une lame cartilagineuse recouverte ventralement par les os dermiques de la voûte palatine, l'ectoptérygoïde, l'entoptérygoïde et le dermométaptérygoïde.

HOLMGREN et STENSIÖ (1936, p. 392) ont, il est vrai, soutenu l'existence d'une troisième ossification de cartilage dans le palato-carré. « Dorsalement au *quadratum*, écrivent-ils, la partie dorsale de l'extrémité caudale du palato-carré s'ossifie comme un métaptérygoïde. » Or, il s'agit d'une ossification regardée comme dermique par POLLARD (1892), Van WIJHE (1882), ALLIS (1922, p. 247) et DE BEER (1937, p. 86). Mes propres observations confirment entièrement l'opinion de ces auteurs, à savoir qu'il n'existe qu'un dermométaptérygoïde. En effet, morphologiquement, l'os en question participe à la formation de la voûte palatine, étant situé derrière l'ectoptérygoïde, et comme celui-ci le long du bord latéral de l'entoptérygoïde. Comme ces deux os, il porte une garniture de denticulations fines et serrées. Il recouvre la partie caudale du cartilage reliant l'autopalatin au *quadratum*. Il recouvre également une partie du *quadratum* et contracte même avec cet os des rapports étroits allant jusqu'à la soudure. Mais alors, la ligne de suture reste toujours visible, tandis qu'elle disparaît totalement lorsqu'il y a fusion de deux éléments osseux pour former un quadrato-métaptérygoïde. Enfin, embryologiquement, le prétendu métaptérygoïde se développe comme un os dermique typique. Au stade de 46 mm., les ossifications de l'autopalatin et du *quadratum* ne sont pas encore apparues. La face buccale du palato-carré cartilagi-

neux est recouverte, dans la région en question, par une lamelle osseuse absolument identique à celles qui constituent les ébauches de l'ectoptérygoïde et de l'entoptérygoïde. Cette lamelle osseuse ne contracte aucun rapport avec le cartilage, étant située à l'extérieur du *périchondrium*. Sur certaines coupes, on peut voir des vaisseaux sanguins passer entre le *périchondrium* et la lamelle osseuse qui représente donc incontestablement un dermométaptérygoïde. Au stade de 53 mm., l'ossification du *quadratum* débute sous forme d'une lamelle périchondrale qui est distincte du dermométaptérygoïde aux endroits où ces deux ossifications se trouvent superposées.

Le degré d'ossification du palato-carré des Polyptéridés est intermédiaire entre ceux d'*Amia* et d'*Acipenser*. *Amia calva* possède, en plus de l'autopalatin et du *quadratum*, un véritable métaptérygoïde, dont l'ébauche apparaît au stade de 31-34 mm. (PEHRSON, 1922). Le palato-carré des Acipenséridés, par contre, reste presque toujours entièrement cartilagineux. Dans celui de *Polyodon* se développe seulement un autopalatin. Cet os de cartilage manque généralement chez *Acipenser*, bien que HOLMGREN et STENSIÖ (1936, p. 440, fig. 337) aient signalé sur *A. sturio* « une plaque osseuse, allongée et ovale, qui s'étend à travers toute l'épaisseur du cartilage » et qui ne peut être qu'un autopalatin.

En ce qui concerne les Palæoniscoïdes, NIELSEN (1942, p. 143), dans l'abondant matériel qu'il a étudié, a pu mettre en évidence divers stades d'ossification du palato-carré. Les exemplaires de taille maxima de *Glaucolepis magna* possèdent un palato-carré ossifié d'une seule pièce. Les exemplaires de *Gl. magna* de taille plus faible et d'un grand nombre de *Gl. gunnari*, *Gl. arctica* et *Gl. stensioei*, présentent trois ossifications dans le palato-carré qui se compose d'un autopalatin, d'un métaptérygoïde et d'un *quadratum*. Ces trois éléments, lorsqu'on les trouve individualisés, sont toujours séparés par de larges zones cartilagineuses et jamais réunis par des sutures. En fait, les processus d'ossification se développent avec l'âge de l'animal, et NIELSEN a pu observer comment chacun des éléments osseux augmente de taille, et comment ces éléments se fusionnent finalement entre eux pour former un palato-carré ossifié d'une seule pièce. Le métaptérygoïde se réunit d'abord au *quadratum*, puis l'autopalatin au quadrato-métaptérygoïde. Sur les individus dont l'ossification atteint son degré maximum, il est impossible de déceler le moindre indice de la participation de trois éléments originaires distincts, à la formation du palato-carré. En ce qui concerne *Boreosomus* (NIELSEN, 1942, p. 337), la comparaison entre le matériel provenant du Groënland et celui du Spitzberg, moins ossifié que le précédent, suggère que l'ossification se développait de la même façon que dans le cas de *Glaucolepis*.

Sur les espèces du genre *Saurichthys* du Trias inférieur et moyen du Spitzberg, on trouve un autopalatin et un quadrato-métaptérygoïde. Le *quadratum* et le métaptérygoïde sont complètement ossifiés et forment une seule pièce sans la moindre indication de suture (STENSIÖ, 1925, p. 199). NIELSEN (1942, p. 160-162) a également passé en revue les descriptions des éléments osseux qui ont été reconnus dans le palato-carré de diverses autres formes fossiles. Ces descriptions portent sur un trop petit nombre d'exemplaires de chaque espèce pour que l'on puisse accorder une grosse importance au fait qu'un, deux ou trois éléments osseux aient été signalés. Elles viennent cependant appuyer la conception d'un palato-carré primitivement ossifié d'une seule pièce, résultant de la fusion d'un autopalatin, d'un *quadratum* et d'un métaptérygoïde, selon le mode décrit pour *Glaucolepis*. Le palato-carré des Polyptéridés est donc caractérisé, par rapport à la condition primitive, par l'absence de métaptérygoïde.

En général, le palato-carré affecte la forme d'un triangle allongé, dont le sommet antérieur correspond à la *pars autopalatina*, le sommet postéro-ventral à la *pars quadrata* et le sommet postéro-dorsal à la *pars metapterygoidea*. Ces trois sommets sont reconnaissables non seulement sur les formes fossiles, mais aussi sur les formes modernes comme *Amia*, *Acipenser* et la plupart des Téléostéens. Sous ce rapport, le palato-carré embryonnaire des Polyptéridés, avec son apophyse otique, présente une forme typique. Comme nous l'avons dit, le processus

postéro-dorsal cartilagineux se résorbe à un stade très précoce, mais l'on peut admettre qu'il correspond réellement à la *pars metapterygoidea*. Celle-ci s'ébaucherait donc encore, mais disparaîtrait avant que les processus d'ossification ne soient déclenchés.

Comme chez tous les Téléostomes, le mode de suspension du palato-carré des Polyptéridés appartient, selon la nomenclature de GREGORY (1904), au type méthyostylique, le rôle suspenseur principal étant joué par un hyosymplectique ou hyomandibulaire articulé sur la capsule otique, dorsalement à la veine jugulaire. Il existe en outre une articulation ethmo-palatine entre les faces articulaires de l'autopalatin et de l'ectethmoïde. Un point de contact homologue, entre l'apophyse ptérygoïde du palato-carré et la région ethmoïdale, a été signalé sur les crânes de *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 145), de *Boreosomus* (*Id.*, p. 334), de *Saurichthys* (STENSIÖ, 1925, p. 99), ainsi que sur ceux d'*Amia* et de beaucoup de Téléostéens.

L'articulation ethmo-palatine semble donc un caractère primitif des Actinoptérygiens. Elle aurait été perdue par certaines formes, notamment les Acipensérinés. Chez ces derniers, les apophyses ptérygoïdes se soudent médianement pour constituer une symphyse, alors que celles des autres Actinoptérygiens restent indépendantes et s'appuient sur le neurocrâne. SEWERTZOV (1928, 1931) accordait une grosse importance phylogénétique à cette particularité étant donné qu'elle constitue un caractère constant des Sélaciens. Il est clair cependant que le cas des Acipensérinés est le résultat d'une convergence et que la réunion des palato-carrés par une symphyse est secondairement acquise.

Le palato-carré de beaucoup de formes fossiles présente, à la partie antérieure du métapterygoïde ou de la *pars metapterygoidea*, une facette articulaire ou une apophyse basale correspondant à l'apophyse basiptérygoïde (*processus basipterygius*) du neurocrâne. Primitivement, il existait ainsi une véritable articulation palato-basale, qui a été signalée sur les crânes des Palaeoniscidés du Kansas (WATSON, 1925), de *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 144), de *Boreosomus* (*Id.*, p. 384), d'*Ospia* (STENSIÖ, 1932, p. 253). Le métapterygoïde de *Lepisosteus* s'articule également au stade de 12 mm. avec une apophyse basiptérygoïde, et plus tard avec l'apophyse parotique de la commissure latérale, ventrale par rapport à la veine jugulaire et antéro-dorsale au nerf palatin (DE BEER, 1937). L'articulation palato-basale était donc très répandue parmi les Actinoptérygiens archaïques, mais elle devient moins fréquente parmi les formes plus récentes ou plus évoluées. *Eirgeria* possède une apophyse basiptérygoïde, mais qui ne s'articulait pas avec le palato-carré (STENSIÖ, 1921). On trouve une apophyse basale vestigiale, qui n'atteint pas le neurocrâne sur les palato-carrés d'*Amia*, de *Salmo* (DE BEER, 1937). Chez *Acipenser*, la connexion palato-basale est représentée par un ligament réunissant la mâchoire supérieure au neurocrâne, reste d'une liaison membraneuse embryonnaire entre le palato-carré et le trabécule (HOLMGREN, 1943, p. 30). Ces exemples suffisent à montrer que, typiquement réalisée ou transformée par régression, l'articulation palato-basale doit être considérée comme un caractère primitif des Actinoptérygiens. Par contre, on ne possède aucune preuve de l'existence d'une véritable articulation postorbitaire entre la capsule auditive et l'apophyse otique du palato-carré, c'est-à-dire l'extrémité supérieure de la *pars metapterygoidea*.

Au stade de 46 mm., je n'ai retrouvé sur *P. senegalus* aucune trace de connexion palato-basale. Il est toutefois possible que des vestiges en soient reconnaissables à un stade embryonnaire plus précoce, vestiges qui disparaîtraient comme l'apophyse otique embryonnaire. De nouvelles recherches, portant sur les stades voisins de 8 mm., seraient nécessaires pour interpréter correctement la structure primordiale de l'ébauche du palato-carré des Polyptéridés.

II. Mandibule

Le cartilage de Meckel des Polyptéridés s'ossifie seulement à ses deux extrémités. Antérieurement, l'os mentomandibulaire (ou mentomeckelien), de petite taille, s'articule avec son symétrique et forme la symphyse mandibulaire. Il est réuni à l'articulaire par une baguette cartilagineuse, située dans une rainure de la face interne du dento-splénial. L'articulaire (autarticulaire), élargi, porte dorsalement une fossette transversale où s'articule la base du *quadratum*. Il est prolongé caudalement par une apophyse, le *processus retroarticularis*, qui reste longtemps cartilagineuse et ne s'ossifie entièrement que sur les individus âgés. Van WIJHE (1882) avait décrit sous le nom d'angulaire une ossification de cartilage correspondant à cette apophyse. « Dans le cartilage de Meckel, j'ai trouvé, dit-il, en plus de l'autarticulaire, un os dans le coin de la mâchoire inférieure, servant à l'insertion du ligament mandibulo-hyoïdien (?), l'angulaire. Ce dernier était presque fusionné à l'autarticulaire et une partie seulement de la suture était encore visible. » Un tel élément osseux aurait été homologue du rétroarticulaire d'*Amia calva*, qui s'ossifie dès le stade de 31-34 mm., à l'extrémité du *processus retroarticularis* (os *a* de BRIDGE), et sur lequel s'attache le ligament mandibulo-hyoïdien (DE BEER, 1937, p. 107). Cependant, son existence, chez les Polyptéridés, n'a été confirmée ni par SCHMÄH (1934), ni par ALLIS (1922, p. 245), ni par HAINES (1938). Je n'ai pas non plus trouvé trace d'un os correspondant à la description de Van WIJHE, ni le moindre indice de la fusion d'un tel os avec l'angulo-splénial, sur les mâchoires de *P. bichir lapradei* et *P. endlicheri endlicheri* adultes.

Par ailleurs, SCHMÄH (1934, p. 370) a signalé vers le milieu du cartilage de Meckel, et en avant de l'apophyse préarticulaire (*processus coronoideus*, auct.) d'un *P. senegalus* de 80 mm., une plaque osseuse périchondrale, visible seulement sur quelques coupes. Il lui a donné le nom de médiomandibulaire. Les figures 4 *a* et 4 *b* qui montrent cette ossification à la face interne du cartilage de Meckel, passent en effet en avant de l'apophyse préarticulaire. Le même auteur ajoute : « Pour contrôler ce fait, la mâchoire inférieure fortement ossifiée d'un *P. bichir* de 300 mm. a alors été coupée et, effectivement, à cet endroit, le cartilage de Meckel faisait entièrement défaut. » Il était remplacé par un os composé de tissu osseux spongieux, entouré par une lamelle compacte. La figure 4 *c* à laquelle se réfère ce passage représente une coupe intéressant la région de l'angulaire, qui est traversée par le *ramus mandibularis externus*, et qui est élargie dorsalement pour l'insertion des fibres musculaires de l'*adductor mandibulae*. Il ne s'agit donc pas d'une coupe prise au même niveau que celles relatives au *P. senegalus* de 80 mm., mais bien en arrière de l'apophyse préarticulaire. Par suite, l'os représenté sur la figure 4 *c* de SCHMÄH, entre l'angulaire et le préarticulaire (gonial), se trouve juste à l'extrémité antérieure de l'autarticulaire, et n'en est peut-être qu'une partie. Vers le milieu du cartilage de Meckel, je n'ai retrouvé aucune ossification correspondant au médiomandibulaire de SCHMÄH, sur les mandibules de *P. bichir lapradei* et de *P. endlicheri endlicheri* que j'ai examinées. ALLIS (1922) n'en signale pas non plus sur les exemplaires de *P. bichir bichir* d'Abyssinie qu'il a décrits et figurés. Toutefois, pour trancher cette question, j'ai effectué une série de coupes transversales dans la mâchoire inférieure d'un *P. senegalus* de 145 mm. A ce stade, le mentomandibulaire et l'articulaire sont représentés chacun par une lamelle périchondrale épaisse, entourant complètement l'extrémité correspondante du cartilage de Meckel (Fig. 33). Dans la partie médiane, aucune ossification périchondrale n'existe. Il y a donc seulement deux ossifications dans le cartilage de Meckel des Polyptéridés : le mentomandibulaire ou mentomeckelien et l'autarticulaire ; les exceptions, en raison de leur caractère anormal, ne peuvent avoir aucune signification morphologique.

Le cartilage de Meckel des formes fossiles s'ossifiait généralement en une seule pièce, à laquelle s'applique parfaitement le nom d'os de Meckel. C'est ce que

l'on observe chez *Boreosomus* (STENSIÖ, 1921, p. 212-213 ; NIELSEN, 1942, p. 342), *Saurichthys* (STENSIÖ, 1925, p. 107, 164), *Ospia* (STENSIÖ, 1932, p. 258), *Pygopterus* (ALDINGER, 1937, p. 147). Sur les exemplaires les plus complètement ossifiés de *Glaucolepis magna* (NIELSEN, 1942, p. 163), la mandibule est ossifiée d'une seule pièce, depuis l'extrémité postérieure jusqu'à plus des 3/4 antérieurs. Sur les individus jeunes, l'ossification s'avancait moins vers l'avant. La partie antérieure de la mandibule restait cartilagineuse, mais il est probable qu'un mentomandibulaire se développait dans la région symphysaire.

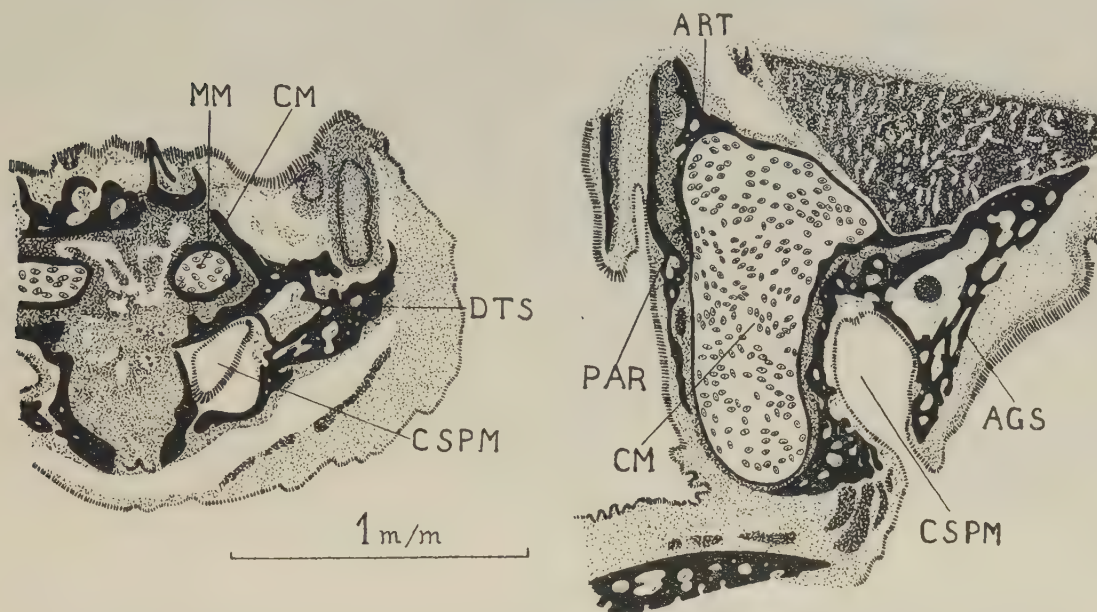


FIG. 33. — *Polypterus senegalus* 145 mm. Coupes transversales de la mandibule : à gauche, au niveau du mentomandibulaire ; à droite, au niveau de l'articulaire.

- AGS, angulo-splénial.
- ART, articulaire.
- CM, cartilage de Meckel.
- CSPM, canal sensoriel préoperculo-mandibulaire.
- DTS, dento-splénial.
- MM, mentomandibulaire.
- PAR, préarticulaire.

La mandibule des Polyptéridés est donc moins ossifiée que celle des Palaeoniscoïdes primitifs, mais plus que celle d'*Amia*. Dans ce genre, trois ossifications correspondent topographiquement à l'articulaire des Polyptéridés : le rétroarticulaire (os *a*), l'articulaire (os *b* et *c*) et le coronomeckelien (os *d*) (Cf. BRIDGE, 1877).

Au point de vue de leur forme, on peut rapporter les cartilages de Meckel des Actinoptérygiens à deux types, suivant qu'ils présentent ou non une apophyse coronoïde. Les Palaeoniscoïdes, les Saurichthyidés, les Acipensérédés nous fournissent des exemples du second type, qui est selon toute vraisemblance le plus primitif. Par contre, *Ospia* et *Lepidotus* (STENSIÖ, 1932, p. 258) possèdent un *processus coronoideus* élevé et entièrement ossifié. Celui d'*Amia* présente la même forme que les précédents, mais reste cartilagineux. Il se développe au stade de 14 mm., comme une excroissance de la face dorso-caudale du cartilage de Meckel

(PEHRSON, 1922), et non à partir d'une ébauche indépendante. *Lepisosteus* possède également une apophyse coronoïde cartilagineuse, moins élevée que celle d'*Amia*, mais homologue par ses relations topographiques et son développement (HAMMARBERG, 1937).

Il est évident que l'apophyse préarticulaire des Polyptéridés, étant une ossification de membrane, n'est en rien l'homologue d'une apophyse coronoïde. Van WIJHE (1882) a, d'autre part, proposé de regarder le cartilage labial comme un *processus coronoideus* secondairement détaché du cartilage de Meckel. Le cartilage labial des Polyptéridés se présente sous la forme d'une plaque, un peu plus large à la base qu'au sommet, situé à la commissure des lèvres, entre le maxillaire et l'extrémité antéro-ventrale du préopercule d'une part, et l'apophyse préarticulaire d'autre part. Il occupe donc, sur l'adulte, la position du *processus coronoideus* d'*Amia*. Il semble cependant être complètement indépendant du cartilage de Meckel. Son sommet est relié par un ligament à l'extrémité supérieure de l'apophyse préarticulaire, sur laquelle s'attachent les fibres superficielles du muscle *adductor mandibulae*, et sa base aux ligaments des replis labiaux inférieur et supérieur. Au stade de 46 mm., il est entouré d'une sorte de sac tégumentaire, relié seulement au préarticulaire par un court pédoncule de tissu conjonctif dense (Fig. 34). Au stade de 24 mm., il ne semble pas avoir été en relation plus étroite avec le cartilage de Meckel (Fig. 13). Les stades antérieurs de son développement ne sont pas connus. Les Polyptéridés n'apportent donc aucun élément nouveau sur le problème de l'origine et de la signification morphologique des cartilages labiaux que l'on rencontre dans divers groupes de Vertébrés inférieurs.

III. Os de membrane associés à l'arc mandibulaire

L'arc mandibulaire proprement dit se compose du palato-carré et du cartilage de Meckel, partiellement ossifiés l'un et l'autre à l'état adulte. Mais, en outre, un certain nombre d'os de membrane lui sont plus ou moins directement associés. Nous avons examiné précédemment les composants de membrane de l'antorbito-prémaxillaire, de l'infraorbito-maxillaire, du dento-splénial et de l'angulo-splénial. Il reste donc à mentionner ici l'ectoptérygoïde, l'entoptérygoïde, le dermométaptérygoïde, le dermopalatin et le vomer à la mâchoire supérieure, la série coronoïde et le préarticulaire à la mâchoire inférieure.

La nature du dermométaptérygoïde a été précisée plus haut. NIELSEN (1942, p. 150) a signalé la présence d'un os dermique homologue, non seulement chez diverses espèces de *Glaucolepis*, mais aussi sur des exemplaires de *Birgeria* du Groënland et sur des *Saurichthys* de même provenance. Par contre, sur les *Saurichthyidés* du Spitzberg étudiés par STENSIÖ (1925), le dermométaptérygoïde n'est pas individualisé, étant probablement soudé à l'ectoptérygoïde. La même interprétation vaut peut-être, dans le cas de *Boreosomus*, mais il est possible également que le dermométaptérygoïde ait, dans ce cas, entièrement disparu. Il aurait toutefois existé sur les exemplaires d'*Elonichthys*, de *Nematoptychius* et de *Gonatodus* décrits par WATSON (1925), de sorte que sa présence semble être un caractère commun à la plupart des Actinoptérygiens primitifs.

L'ectoptérygoïde et l'entoptérygoïde des Polyptéridés, prolongés antérieurement par le dermopalatin (vomer, POLLARD, 1892 ; dermopalatin mésial, ALLIS, 1922 ; prédermopalatin, JARVIK, 1942), ne présentent pas de particularités notables.

Le « vomer » des Polyptéridés (subrostral, POLLARD 1892, ALLIS 1900 b) est un petit os impair dentigère, situé médianement entre les extrémités antérieures des deux dermopalatins. D'après HOLMGREN et STENSIÖ (1936, p. 397), l'ébauche de cet os est paire sur *P. bichir lapradei* au stade de 30 mm., mais d'après PEHRSON elle est impaire chez *P. senegalus*. Au stade de 46 mm., le « vomer »,

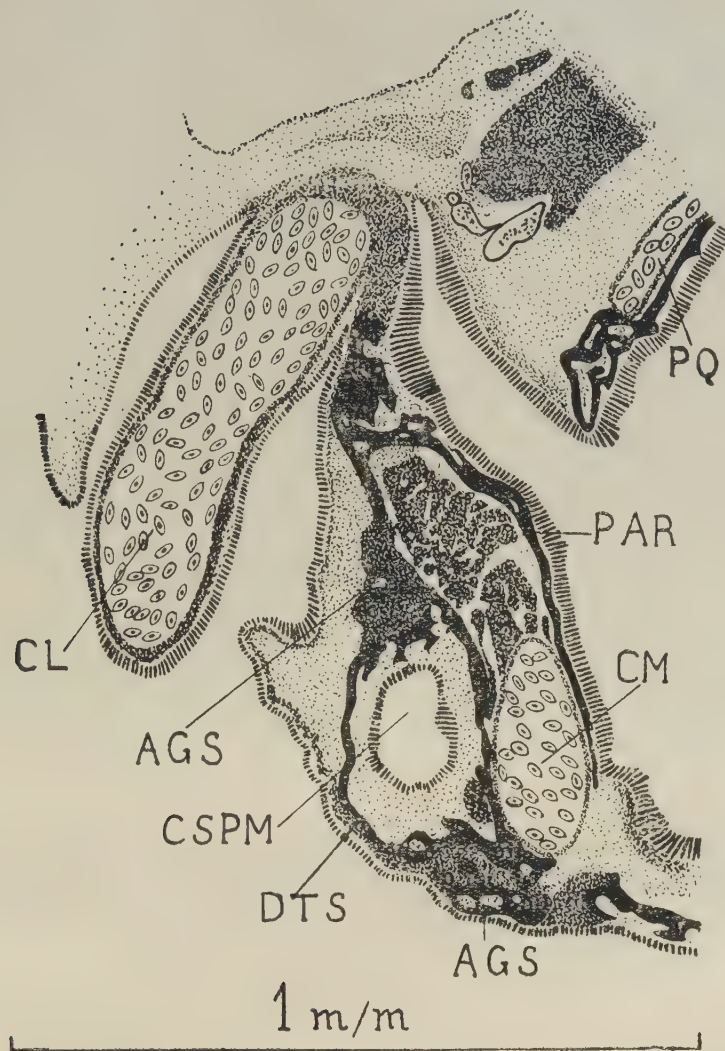


FIG. 34. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Coupe transversale de la mâchoire inférieure et du cartilage labial.

- AGS, angulo-splénial.
- CL, cartilage labial.
- CM, cartilage de Meckel.
- CSPM, canal sensoriel préoperculo-mandibulaire.
- DTS, dento-splénial.
- PAR, préarticulaire.
- PQ, palato-carré.

qui ne présente aucune trace d'origine paire, est relié aux dermopalatins et occupe une situation nettement plus superficielle que le parasphénoïde par rapport à l'endocrâne. Il n'est pas du tout sûr que ce « vomer » soit homologue du vomer ou prévomer des Téléostomes, qui est en principe un os pair à l'avant du parasphénoïde, typiquement développé chez les Holostéens, notamment les

Amiïdés et les Lépisostéïdés. Dans l'ensemble des Palaeoniscoïdes, les prévomers ont été rarement décrits, leur présence ayant été reconnue seulement chez *Elonichthys*, *Glaucolepis* et *Boreosomus*. Les prévomers d'*Elonichthys binnei* sont représentés par une paire de petits os sur la face inférieure de l'extrémité rostrale du parasphénoïde (WATSON, 1925, p. 853, fig. 22). Ceux de *Glaucolepis* sont très allongés, situés de part et d'autre de la partie antérieure du corps du parasphénoïde qu'ils dépassent légèrement vers l'avant. En aucun point, ils ne sont en contact l'un avec l'autre ; latéralement, ils recouvrent en partie les entoptérygoïdes (NIELSEN, 1942, p. 113, fig. 34). Selon toute apparence, leur connexion avec le parasphénoïde n'était pas très étroite. C'est peut-être parce qu'ils étaient situés à un niveau plus superficiel et nullement rattachés aux os voisins que, chez la plupart des Palaeoniscoïdes, les prévomers ne sont pas conservés. Ceux de *Boreosomus* sont petits, triangulaires, situés de part et d'autre de la pointe rostrale du parasphénoïde, aux bords latéraux de laquelle ils sont réunis par une suture (NIELSEN, 1942, p. 325, fig. 67). Ceux des Saurichthyidés sont également bien caractérisés, très allongés et soudés l'un à l'autre en avant de l'extrémité antérieure du parasphénoïde (STENSIÖ, 1925, p. 88, fig. 18).

D'une façon générale, la voûte palatine des Polyptéridés se rapproche à la fois de celle d'*Amia* et de celle des Coelacanthidés (LAKJER, 1927, p. 220, fig. 80-81), bien que ces derniers soient très éloignés phylogénétiquement des Holostéens. Cette ressemblance est toutefois superficielle, car les Polyptéridés possèdent un dermométaptérygoïde, ce qui est un caractère d'Actinoptérygien primitif, et un vomer impair qui est très différent et peut-être pas homologue du prévomer pair des Palaeoniscoïdes, des Holostéens et des Crossoptérygiens.

La face interne de la mandibule des Polyptères est recouverte, dans sa plus grande partie, par le préarticulaire (splénial, ALLIS 1922 ; gonial, SCHMÄH 1934). Le bord supérieur de cet os forme une apophyse très élevée. Une apophyse homologue, mais de taille bien moindre, se remarque sur le préarticulaire d'*Amia* (coronoïde 3, ALLIS 1897). Le préarticulaire des Polyptéridés est précédé de deux autres os plus petits, le coronoïde postérieur et le coronoïde antérieur. L'ensemble de ces trois éléments constitue une série coronoïde recouverte de dents. A en juger d'après les descriptions qui en ont été données concernant plusieurs Palaeoniscoïdes, cette série pouvait comporter, même chez les formes primitives, un nombre variable de petites plaques osseuses. Toutefois, la plus caudale, à laquelle s'applique le nom de préarticulaire, est toujours de taille supérieure à celles qui la précèdent.

IV. Arc hyoïde

Le segment dorsal de l'hyomandibulaire est de loin l'élément le plus important de l'arc hyoïde. Au stade de 8 mm. (MOY-THOMAS, 1933 a), il est représenté par une baguette cartilagineuse indépendante. Au stade de 9,3 mm., celle-ci est soudée par son extrémité ventrale au palato-carré. A 24 mm. (Fig. 13), l'hyomandibulaire est déjà ossifié et présente, vis-à-vis de l'arc mandibulaire, les mêmes relations qu'à l'état adulte. A aucun stade, il n'apparaît de symplectique, car on ne saurait considérer comme tel l'apophyse antérieure insignifiante signalée par HOLMGREN (1943, p. 96) à l'extrémité ventrale de l'hyomandibulaire au stade de 37 mm. Par suite, il n'y a aucune raison de retenir le terme d'hyosymplectique, utilisé par EDGEWORTH (1925) pour les Polyptéridés. Son emploi s'impose par contre pour l'ébauche cartilagineuse qui, chez les Holostéens et les Téléostéens, comprend une *pars hyomandibularis* et une *pars symplectica* ou *processus symplecticus*, s'ossifiant à partir de centres distincts et se séparant ultérieurement pour donner le symplectique et l'hyomandibulaire adultes.

Pour ALLIS (1922, p. 242), il est possible que le symplectique des Polyptéridés soit représenté par une courte apophyse du *quadratum* qui s'articule avec l'extré-

mité ventrale de l'hyomandibulaire, et qui se trouve située entre le *ramus mandibularis externus* et le *ramus mandibularis internus* du nerf facial. Cette apophyse présente ainsi « par rapport à ces deux nerfs, à l'hyomandibulaire et au *quadratum*, les relations qu'aurait le symplectique des Téléostéens s'il se soudait au *quadratum* ». La fusion entre le palato-carré et l'hyomandibulaire cartilagineux, au stade de 9,3 mm., n'implique pas qu'une partie détachée de l'arc hyoïde soit incorporée à l'arc mandibulaire, et jusqu'à présent aucune donnée embryologique ne peut être citée à l'appui de l'hypothèse d'ALLIS. On ne connaît d'ailleurs aucun cas de fusion entre le symplectique et le palato-carré.

NIELSEN (1942, p. 175) a décrit, comme symplectique, chez *Glaucolepis aldingeri*, un élément osseux de l'arc hyoïde présentant deux facettes articulaires, l'une pour la *pars quadrata* du palato-carré, l'autre pour la *pars articularis* du cartilage de Meckel. Cet élément existe aussi chez *Glaucolepis magna*, avec les mêmes caractéristiques, mais moins complètement ossifié. Le symplectique de *Boreosomus* (Id., p. 346) correspond exactement à celui de *Glaucolepis*. ALDINGER (1937, p. 149) a également trouvé un symplectique sur des exemplaires de *Pygopterus nielsenii* du Grönland, et de *P. de geeri* de l'Eotrias du Spitzberg. Dans ce dernier cas, le symplectique est dit posséder « une apophyse courte, obtuse et dirigée rostralement, qui vient buter contre une apophyse courte, dirigée caudalement, de l'angle postéro-ventral du *quadratum*, et peut-être intimement liée à celle-ci ». STENSIÖ (1932, p. 277) a enfin décrit le symplectique de *Broughia* « qui était évidemment rattaché à l'hyomandibulaire par du cartilage et devait, par suite, être une ossification de la partie antéro-ventrale du cartilage hyomandibulaire, exactement comme celui des récents Holostéens et Téléostéens ».

En fait, l'articulation entre l'hyomandibulaire et l'arc mandibulaire des Actinoptérygiens peut être réalisée de plusieurs façons différentes. Un premier type d'articulation fait intervenir un élément squelettique reliant l'extrémité antéro-inférieure de l'hyomandibulaire, à la fois au palato-carré et au cartilage de Meckel. *Acipenser* et *Polyodon* montrent un tel symplectique à l'état cartilagineux. Les Palaeoniscoïdes, au moins *Glaucolepis* et *Boreosomus*, à l'état osseux. Il est probable que ce type est primitif pour les Actinoptérygiens, de même que le mode de formation du symplectique à partir d'une ébauche cartilagineuse indépendante dès son origine.

Les Holostéens et les Téléostéens présentent un second type faisant intervenir un symplectique osseux s'articulant principalement avec le palato-carré et un ligament mandibulo-hyoïdien reliant le *processus retroarticularis* du cartilage de Meckel à l'hyomandibulaire. Phylogénétiquement, ce deuxième mode d'articulation est plus récent que le premier, puisqu'il caractérise les Holostéens et les Téléostéens, et probablement déjà les Subholostéens, comme *Broughia*. Son origine est vraisemblablement liée à une régression du symplectique de type palaeoniscoïde, dont le symplectique, de type téléostéen, n'est peut-être pas strictement homologue. Ontogénétiquement, le symplectique apparaît alors comme une apophyse cartilagineuse de l'hyomandibulaire et ne s'individualise qu'une fois ossifié. Il est vrai que STÖRH (1882) et DE BEER (1937) ont décrit dans le cas de *Salmo salar* une ébauche de symplectique distincte, qui se souderait ultérieurement à l'hyomandibulaire cartilagineux. Mais ce processus n'a pas été confirmé par HOLMGREN (1943, p. 108) qui, à tous les stadés, a trouvé les ébauches du symplectique et de l'hyomandibulaire reliées l'une à l'autre.

Les Polyptéridés sont caractérisés par l'absence de symplectique et de ligament mandibulo-hyoïdien. L'hyomandibulaire est accolé par son bord antérieur à la partie postéro-supérieure du *quadratum* et s'articule d'autre part avec l'apophyse mentionnée plus haut et qui est située entre le *ramus mandibularis internus* et le *ramus mandibularis externus* du nerf facial. Cette condition peut fort bien être dérivée du type primitif. Nous verrons que d'autres particularités justifient le rapprochement entre l'hyomandibulaire des Polyptéridés et celui des Palaeoniscoïdes, et suggèrent entre ces deux structures une dérivation phylogénétique directe.

L'hyomandibulaire des Polyptéridés est un os de forte taille, coudé presque à angle droit en son milieu. La partie dorsale, dirigée vers l'avant, s'articule sur la capsule otique. La partie ventrale, dirigée vers le bas, s'articule avec le palato-carré et le stylohyal. Au-dessus du coude, une apophyse osseuse postérieure supporte l'opercule (Fig. 35 A). Les surfaces articulaires de l'hyomandibulaire et de son *processus opercularis* sont recouvertes de cartilage. En outre, le bord dorsal

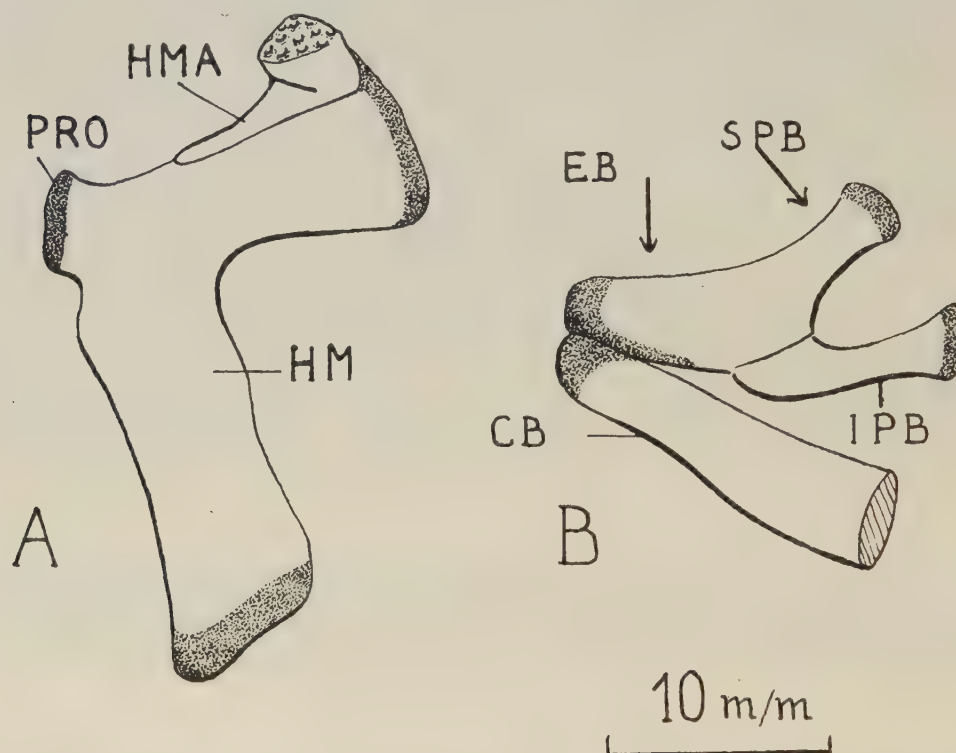


FIG. 35. — *Polypterus bichir lapradei* adulte. Vues latérales : A, de l'hyomandibulaire droit ; B, du premier arc branchial droit. Les épiphyses cartilagineuses sont pointillées.

CB, cératobranchial I.

EB, *pars epibranchialis* de l'épi-suprapharyngobranchial.

HM, hyomandibulaire.

HMA, hyomandibulaire accessoire.

IPB, infrapharyngobranchial I.

PRO, *processus opercularis*.

SPB, *pars suprapharyngobranchialis* de l'épi-suprapharyngobranchial.

de la partie supérieure de l'hyomandibulaire proprement dit est recouvert par un élément osseux auquel ALLIS (1922, p. 237) a donné le nom d'hyomandibulaire accessoire. Les deux os sont étroitement emboîtés l'un dans l'autre, les surfaces au contact réalisant une coaptation parfaite, mais ne sont jamais soudés l'un à l'autre et peuvent toujours être dissociés, même chez les individus âgés. Les deux os s'articulent solidairement sur la capsule otique, la partie cartilagineuse qui coiffe l'extrémité antéro-dorsale de l'hyomandibulaire s'étendant aussi sur le bord de l'hyomandibulaire accessoire. Ce dernier porte antérieurement une excroissance dorsale, surmontée d'une facette à contour triangulaire, et dont la surface

présente l'ornementation tuberculeuse caractéristique des os dermiques. En fait, il s'agit d'un élément du revêtement dermique du neurocrâne, visible de l'extérieur, en avant des osselets postspiraculaires, entre le plus postérieur des os spiraculaires proprement dits et le dermoptérotique.

Van WIJHE (1882), BRIDGE (1890), POLLARD (1891-1892), HOLMGREN et STENSIÖ (1936) ont considéré l'hyomandibulaire accessoire comme un os dermique faisant partie de la série spiraculaire. ALLIS (1918 a, 1922) s'est élevé contre cette interprétation en raison de « la présence d'un morceau de cartilage sur le bord articulaire de l'os ». Selon cet auteur, « ce morceau de cartilage représente l'extrémité dorsale de la barre formée par la fusion des bases de la rangée postérieure des rayons branchiaux de l'arc hyoïde qui, ici, ne sont pas complètement différenciées pour former une tête articulaire postérieure à l'hyomandibulaire, telle qu'on en trouve une chez les Téléostéens ». Pour HOLMGREN (1943) et PEHRSON (1947), l'hyomandibulaire accessoire est l'homologue d'un rayon branchial et n'a rien à voir avec les os dermiques. Il est cependant possible d'interpréter les faits d'une façon différente de celle proposée par HOLMGREN. Au stade de 46 mm., l'ossification qui constitue l'hyomandibulaire accessoire entoure un noyau cartilagineux. Ce dernier, nullement indépendant, n'est qu'une apophyse dorso-caudale de l'hyomandibulaire qui s'appuie sur le bord de la capsule otique (Fig. 36). Cette condition est essentiellement identique à celle observée par PEHRSON au stade de 24 mm. En somme l'épihyal cartilagineux s'articule sur la paroi latérale de la capsule otique par une extrémité bicipitale. Si l'on compare sous ce rapport l'arc hyoïde au premier arc branchial on constate que l'extrémité dorsale de l'épibranchial I est, elle aussi, bicipitale : sur l'apophyse antérieure s'articule l'infrapharyngobranchial, tandis que l'apophyse dorso-caudale prend contact avec le neurocrâne (Fig. 35). Le noyau cartilagineux autour duquel se développe l'hyomandibulaire accessoire, tel qu'il a été observé par PEHRSON à 23 mm., par HOLMGREN à 37 mm., et moi-même à 46 mm., est, selon toute vraisemblance, l'homologue de cette seconde apophyse articulaire (suprapharyngobranchiale). Cette interprétation est beaucoup plus simple que celle faisant intervenir un ou plusieurs rayons hyoïdiens.

En ce qui concerne la partie osseuse, PEHRSON a constaté qu'au stade de 24 mm., une ossification périchondrale s'est déjà développée autour de l'hyomandibulaire cartilagineux qu'elle recouvre entièrement, à l'exception des extrémités ventrale et dorsale. Cette ossification correspond sans aucun doute possible à l'épihyal. A ce même stade, l'hyomandibulaire accessoire est également présent, sous forme d'une ossification périchondrale, développée sur l'apophyse dorso-caudale de l'épihyal. Partant de ce centre, une lamelle osseuse recouvre latéralement la partie supérieure de l'hyomandibulaire. Cette disposition est représentée sur la figure 36 qui correspond au stade de 46 mm. L'ossification périchondrale de l'épihyal et la lamelle osseuse de l'hyomandibulaire accessoire, apparues simultanément au cours de l'ontogénèse, se développent au contact l'une de l'autre, mais sans se fusionner. La lamelle de l'hyomandibulaire accessoire est, dès son apparition, caractérisée par son aspect massif. HOLMGREN (1943, p. 95) écrit à son sujet qu'« elle pourrait aisément être confondue avec une lamelle osseuse dermique, ce qu'elle ne peut être puisqu'elle s'est développée à partir d'une ossification distincte, typiquement périchondrale ». A cette conclusion, on peut objecter que l'impossibilité n'a jamais été prouvée pour un os primitivement dermique de devenir périchondral, par déplacement du centre d'attraction des phosphatases du mésenchyme ou du tissu conjonctif vers le *perichondrium* du cartilage sous-jacent. Les conditions très particulières que l'on rencontre chez les Polyptéridés au niveau du sphénotique et surtout de l'apophyse operculaire prouvent que des phénomènes de cet ordre ne sont nullement invraisemblables.

Dans cet ordre d'idées, on peut considérer l'hyomandibulaire accessoire comme résultant de la fusion d'un os primitivement dermique à l'apophyse cartilagineuse dorso-caudale de l'épihyal, interprétation avec laquelle s'accordent parfaitement les particularités histologiques et embryologiques signalées plus haut.

Ce composant dermique ne serait autre que le dermohyal qui se rencontre chez la majorité des Palaeoniscoides et des Subholostéens, mais est toujours absent chez les Holostéens et les Téléostéens (STENSIÖ, 1947, p. 149). Toutefois, l'origine et la nature de cet os anamestique ne sont pas clairement établies. Il s'agit probablement d'un élément dermique superficiel, ayant subi un enfoncement analogue à celui du dermosphénotique des Polyptéridés. Sur *Glaucolepis* en effet, son bord

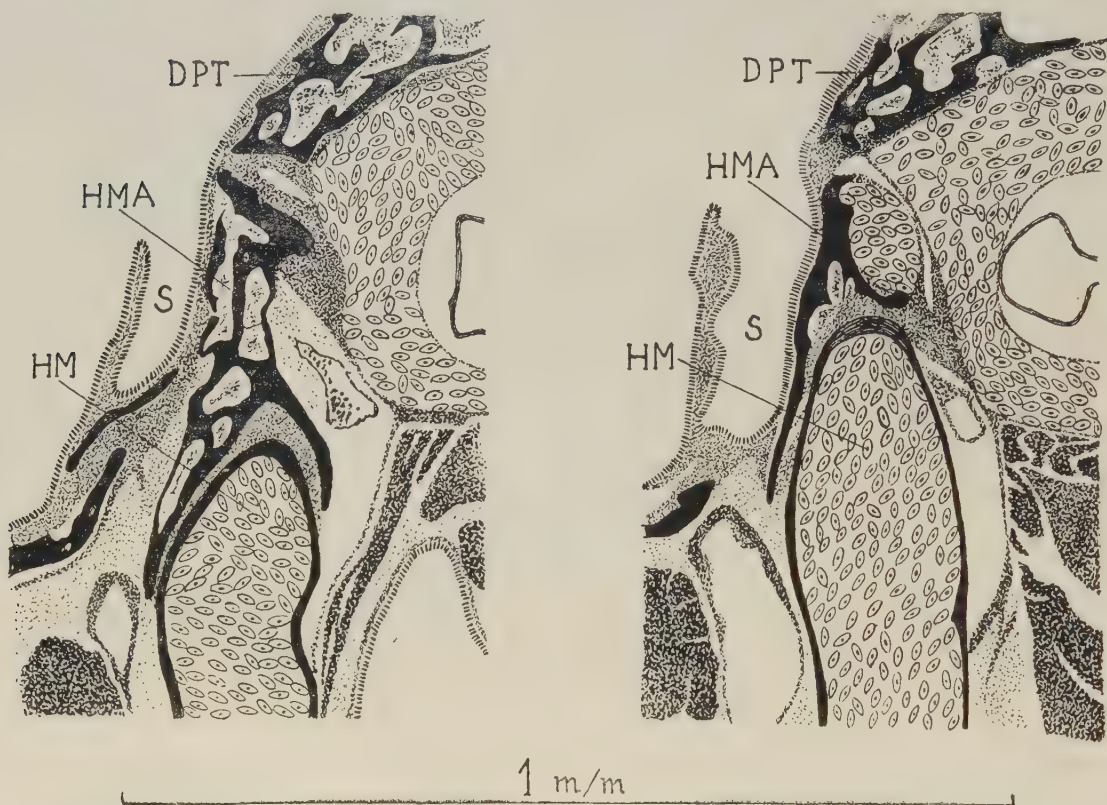


FIG. 36. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Coupes transversales de l'hyomandibulaire et de l'hyomandibulaire accessoire. A gauche, la partie postérieure de l'hyomandibulaire accessoire est entièrement osseuse. A droite, la partie antérieure de l'hyomandibulaire accessoire est à la fois cartilagineuse et osseuse.

DPT, dermoptérotique.

HM, hyomandibulaire.

HMA, hyomandibulaire accessoire.

S, spiraculum.

antérieur est recouvert par le préopercule et son bord postérieur en partie par un ou deux os antoperculaires, en partie par l'opercule. Il est, dans certains cas, totalement caché par les os qui l'entourent (NIELSEN, 1942, p. 180-181, fig. 30). En résumé, l'hyomandibulaire accessoire des Polyptéridés serait formé de deux composants : l'un homologue du dermohyal des Palaeoniscoides, l'autre homologue de la tête articulaire postérieure de l'épihyal.

L'apophyse operculaire des Polyptéridés, très saillante, est ossifiée, sauf à son extrémité distale qui reste cartilagineuse. Au stade de 46 mm., elle est constituée par un renflement cartilagineux, relié par un pédoncule étroit à la partie

médiane, également cartilagineuse et rétrécie, de l'hyomandibulaire. L'ossification périchondrale entoure la base de l'apophyse. L'épaisseur relative du cartilage central et de l'os périphérique présente les mêmes variations que dans le cas de *Boreosomus*. NIELSEN a en effet trouvé que le tissu osseux spongieux qui forme l'intérieur de l'hyomandibulaire atteint une épaisseur considérable à l'extrémité distale du *processus opercularis* et aux deux extrémités de l'hyomandibulaire, mais diminue progressivement d'épaisseur jusqu'à devenir très mince vers le point où la base du *processus opercularis* se rattache à l'hyomandibulaire proprement dit.

La plupart des Actinoptérygiens modernes et fossiles possèdent une apophyse operculaire. Celle de *Boreosomus* (NIELSEN, 1942, fig. 70) et de *Broughia* (STENSIÖ, 1932, fig. 91) présentent un degré de développement comparable à celle des Polyptéridés. Celle des autres Palaeoniscoïdes, des Holostéens et des Téléostéens est plus ou moins réduite, étant parfois même absente ou à peine individualisée dans le coin postérieur et médian de l'hyomandibulaire.

L'extrémité distale de l'apophyse operculaire des Polyptéridés s'articule avec un nodule cartilagineux, morphologiquement latéral à l'apophyse operculaire. Au stade de 30 mm., BUDGETT (1902) le décrit comme formant « l'axe squelettique de la base de la branchie externe » (?). Il est probable que ce cartilage doit être considéré comme l'homologue d'un rayon hyoïdien, mais ce sont surtout ses relations avec les ossifications dermiques qui méritent de retenir l'attention. Au stade de 46 mm., le cartilage est limité médianement par un *perichondrium* typique, et latéralement par l'opercule (Fig. 37). L'examen des coupes montre que l'ossification de ce dernier a envahi le *perichondrium* dans la partie qui se trouvait à son contact. C'est là un exemple de passage d'une ossification dermique à une ossification périchondrale. Cette condition persiste chez l'adulte, car la facette articulaire située sur le côté interne de l'opercule des Polyptéridés est toujours recouverte de cartilage. Cette particularité n'a été signalée par ailleurs que du seul genre *Alepocephalus* (GEGENBAUR, 1878). Le fait que l'ossification périchondrale ne s'étend pas tout autour du cartilage, mais seulement au contact de l'os dermique, prouve que ce dernier est seul responsable de l'ossification. Ces relations assez inattendues entre un cartilage et un os incontestablement dermique sont susceptibles d'éclairer d'un jour nouveau la question de la transformation phylogénétique d'une ossification superficielle dermique en ossification profonde périchondrale.

On sait que les relations de l'hyomandibulaire des Polyptéridés par rapport au *truncus hyoideomandibularis* du nerf facial sont sans analogue parmi toutes les formes modernes de Poissons. En effet, cette branche nerveuse se divise peu après sa sortie du canal jugulaire : le *ramus mandibularis* passe devant l'hyomandibulaire, entre celui-ci et le spiraculum ; puis, se divisant de nouveau en deux branches, le *ramus mandibularis internus* et le *ramus mandibularis externus*, il se dirige vers le mandibule. Le *ramus hyoideus* passe d'abord médianement à l'hyomandibulaire, puis se dirigeant vers le bas il passe dorsalement et latéralement au *processus opercularis*, en arrière de l'arc hyoïde.

Le *truncus hyoideomandibularis* d'*Acipenser* passe indivis médianement à l'hyomandibulaire, puis revenant le long de la face externe de l'os, il se divise en *ramus mandibularis* et *ramus hyoideus*. Ces deux rameaux passent de part et d'autre d'une petite pièce cartilagineuse (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, p. 440, fig. 338). Pour HOLMGREN (1943, p. 101), ce dernier élément, appliqué sur la face latérale de l'hyomandibulaire et probablement développé à partir d'un rayon hyoïdien, est l'homologue du *processus opercularis*.

Chez les autres formes modernes, Holostéens et Téléostéens, le *truncus hyoideomandibularis* passe de la face interne à la face externe de l'hyomandibulaire par un canal, et à la sortie de celui-ci se divise en *ramus hyoideus* et *ramus mandibularis*. Chez *Gadus*, cependant, il passe entièrement devant l'hyomandibulaire (DE BEER, 1937, p. 165).

L'embryologie montre que cette diversité dans la disposition des rameaux

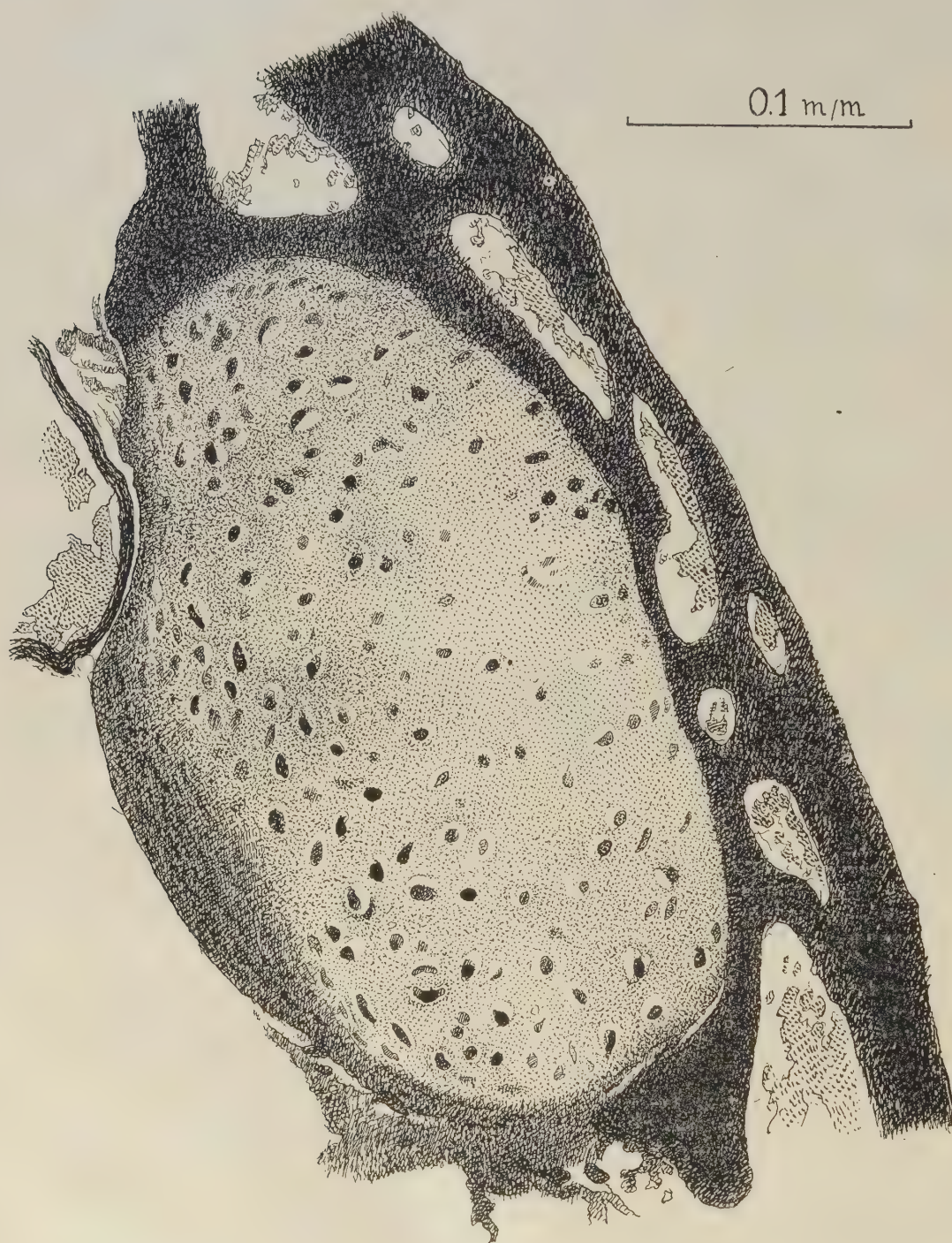


FIG. 37. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Coupe transversale montrant les relations entre l'opercule et le noyau cartilagineux interne qui se trouve à l'extrémité du *processus opercularis*. A droite, aucun *perichondrium* ne sépare le cartilage de l'os.

nerveux par rapport à l'hyomandibulaire résulte du mode de formation de cet élément squelettique. Sur un embryon d'*Amia calva*, au stade de 6,5 mm. par exemple, le rudiment d'arc hyoïde est entièrement situé au-dessous du tronc nerveux. Au stade de 7 mm., l'hyomandibulaire s'est développé en direction dorsale latéralement au nerf. Ce dernier passe donc médianement à l'arc hyoïde, comme dans le cas d'*Acipenser*. Le bord caudal de l'hyomandibulaire s'accroît ensuite et entoure le tronc nerveux. A 8 mm., le canal définitif est constitué (HOLMGREN, 1943, p. 82). Parmi les Téléostéens, l'ébauche de l'hyomandibulaire peut, en se développant dorsalement, passer devant (*Salmo trutta* 5 mm., EDGEWORTH 1925), ou derrière (*Galeichthys*, *Ameiurus*, HENDERSON in EDGEWORTH, 1935) le *truncus hyoideomandibularis*, le canal définitif étant formé suivant les cas par la croissance du bord postérieur ou du bord antérieur de l'ébauche. La disposition réalisée chez les Polyptéridés serait, en définitive, due simplement au fait que le *ramus mandibularis* se détache du *ramus hyoideus* dès la sortie du canal jugulaire, alors que le *truncus hyoideomandibularis* des Holostéens et des Téléostéens se divise beaucoup plus caudalement. Contrairement aux opinions formulées par certains auteurs (Cf. GOODRICH, 1930, p. 416, fig. 446), il n'y aurait donc pas lieu d'attacher une très grande importance au fait que le *truncus hyoideomandibularis*, le *ramus mandibularis* et le *ramus hyoideus* passent latéralement ou médianement à l'hyomandibulaire ou traversent cet os. Certaines observations d'HOLMGREN sur des embryons de *Salmo salar* viennent, en outre, confirmer qu'il existe, au début de l'ontogénèse, une certaine labilité dans les relations entre les nerfs et l'arc hyoïde. Cette variabilité, écrit HOLMGREN (1943, p. 93-94), « semble être d'un intérêt considérable, car elle démontre qu'au début du développement les relations ne sont pas établies aussi rigideusement qu'on pourrait le penser, étant donné que, chez les adultes, des variations correspondantes ne sont pas connues ».

Parmi les formes fossiles, notamment les Palaeoniscidés, on trouve souvent un canal traversant l'hyomandibulaire, ou un sillon qui correspondait certainement au passage d'un nerf. Mais la position de ce canal diffère selon les genres, et il est de plus toujours impossible de préciser si c'était le *truncus hyoideomandibularis* indivis ou le *ramus mandibularis*, ou le *ramus hyoideus* qui y passait.

L'hyomandibulaire de *Broughia* est percé d'un canal, à hauteur du *processus opercularis*, mais près du bord antérieur de l'os (STENSIÖ, 1932, p. 277, fig. 91). Il est probable qu'il correspondait au *truncus hyoideomandibularis*, selon la disposition généralement réalisée dans les groupes Holostéens et Téléostéens. Chez *Saurichthys*, un sillon partant du bord antéro-latéral se dirige vers le bas et légèrement vers l'arrière, jusqu'à l'extrémité ventrale de l'os. D'après STENSIÖ (1925, p. 169), le trajet de ce sillon suggère qu'il correspondait au *ramus mandibularis*, de sorte que les relations entre les nerfs et l'hyomandibulaire des Saurichthyidés auraient été les mêmes que dans le cas des Polyptéridés. On trouve en effet, sur la plupart des Palaeoniscoides, l'indication d'une branche nerveuse passant caudalement à l'arc hyoïde. Un sillon sur le bord caudal de l'hyomandibulaire, au-dessus et à la base du *processus opercularis*, a été signalé dans le genre *Pygopterus* (ALDINGER, 1937, p. 148, fig. 41). Au même endroit existe un court canal dans le genre *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 178, fig. 35-36). Il en serait de même chez *Boreolepis* (ALDINGER, 1937, p. 333) et *Gyrolepis* (STENSIÖ, 1921, p. 244). De ces diverses observations, il est permis de supposer que le *ramus mandibularis* passait rostralement à l'hyomandibulaire et le *ramus hyoideus* caudalement. La disposition des Polyptéridés serait alors primitive. HOLMGREN exprime la même possibilité en déclarant (1943, p. 97) : « La correspondance générale entre l'hyomandibulaire de *Polypterus* et celui des Palaeoniscidés rend la plus probable (l'hypothèse) que le *truncus hyoideomandibularis* se divisait déjà médianement à l'hyomandibulaire et que ses deux rameaux principaux passaient de chaque côté de la pièce squelettique et près de celle-ci. »

L'hyomandibulaire des Polyptéridés est réellement un épiphyal. Entre son extrémité ventrale et le cératohyal, se trouve intercalée une pièce appelée stylohyal ou interhyal (épiphyal, ALLIS, 1922, p. 236), déjà présente au stade de

8 mm. Un élément homologue existe chez tous les Actinoptérygiens modernes. D'après HOLMGREN, qui a étudié son mode de formation sur des embryons de *Lepisosteus*, d'*Amia*, d'*Acipenser* et de *Salmo*, le stylohyal définitif se compose de deux parties : une médiane et une latérale. La première est un fragment de l'arc hyoïde proprement dit. La seconde, qui se soude latéralement à la précédente au cours du développement, pourrait être considérée comme un rayon branchial appartenant à l'épihyal. L'indépendance primaire relative du composant latéral (rayon) semble, après chondrification, causer l'individualisation du composant médian, également chondrifié, et sa séparation de l'épihyal et du cératohyal.

Selon cette interprétation, la formation du stylohyal serait secondaire ontogénétiquement. Il est probable qu'elle est également secondaire phylogénétiquement. En effet, un stylohyal typique, ossifié, a été décrit à l'extrémité ventrale et postérieure de l'hyomandibulaire de *Broughia* (STENSIÖ, 1932, p. 277, fig. 91), mais il n'a pas été signalé parmi les Palaeoniscoïdes. L'extrémité morphologiquement supérieure du cératohyal de *Glaucolepis aldingeri* était individualisée sous forme d'une ossification de petite taille (NIELSEN, 1942, p. 176, fig. 43), mais cet élément n'est probablement homologue ni du stylohyal des Polyptéridés, ni du stylohyal des autres formes. Enfin, signalons que STENSIÖ (1921, p. 226-227) a pensé trouver un stylohyal sur un spécimen d'*Acrorhabdus bertili*, qui présente une impression d'une mince lamelle osseuse située derrière le cératohyal et accolée à celui-ci.

Le cératohyal des Polyptéridés est rattaché par un hypohyal osseux à la plaque médiane impaire basibranchiale. La partie ventrale de l'arc hyoïde ne présente, par suite, aucune particularité notable. L'ossification de l'hypohyal se développe au point d'insertion du muscle *sternohyoïdeus*, dont il sera reparlé à propos de l'urohyal.

V. Arcs branchiaux

Le nombre des arcs branchiaux squelettiques des Polyptéridés, en arrière de l'arc hyoïde, est de quatre seulement, alors qu'il est de cinq chez *Amia*, *Acipenser*, *Lepisosteus* et la presque totalité des Téléostéens. Cinq arcs branchiaux ont également été retrouvés chez les Saurichthyidés (STENSIÖ, 1925, p. 111), et *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 188). C'est ce dernier nombre qui doit être regardé comme primitif et général parmi les Actinoptérygiens. On ne saurait faire état du fait que, chez certains Palaeoniscoïdes, quatre arcs seulement ont été décrits. Dans ces cas, en effet, le squelette viscéral est trop imparfaitement connu pour permettre d'affirmer l'absence d'un cinquième arc, que l'on sait, par ailleurs, être souvent plus faiblement développé que les autres. La disparition du cinquième et dernier arc de la série est donc un caractère propre aux Polyptéridés, et secondairement acquis. Le nombre des fentes branchiales est également réduit à quatre. Mais les artères afférentes et efférentes présentent la disposition normale, c'est-à-dire que celles qui dérivent du sixième arc embryonnaire sont associées au quatrième arc squelettique, comme il est de règle dans tous les groupes de Vertébrés inférieurs, des Sélaciens aux Téléostéens.

Le premier arc branchial des Polyptéridés comprend un hypobranchial, un cératobranchial, un épi-suprapharyngobranchial et un infrapharyngobranchial. Ces quatre éléments sont ossifiés à l'état adulte, sauf à leurs extrémités qui restent cartilagineuses. Van WIJHE (1882) considérait comme épibranchial un nodule de cartilage situé entre le cératobranchial et l'épi-suprapharyngobranchial, mais qui n'existait que sur certains individus adultes. ALLIS (1922, p. 234) n'a trouvé, au stade de 75 mm., qu'une petite apophyse de l'épibranchial, et il pense que c'est la tête de cette apophyse qui peut parfois se détacher et a été considérée par Van WIJHE comme un élément indépendant. En réalité, l'épibranchial d'ALLIS n'est autre que le suprapharyngobranchial de Van WIJHE et POLLARD, et comme nous allons le voir, il est plus correct de le nommer épi-suprapharyngobranchial.

Au stade de 24 mm., le premier arc branchial de *P. senegalus* se compose d'un hypobranchial, d'un cératobranchial, d'un épibranchial et d'un infrapharyngobranchial (PEHRSON, 1947, fig. 5). L'épibranchial présente alors seulement une ébauche d'apophyse dorso-médiane. Celle-ci se développe aux stades plus âgés. A 46 mm., elle est bien formée, prenant contact avec la capsule otique, mais elle n'est pas séparée de l'épibranchial. Cette apophyse correspond en fait à l'élément suprapharyngobranchial que l'on trouve indépendant de l'épibranchial chez certaines formes, notamment *Acipenser* et *Lepisosteus*. Il est cependant important de remarquer qu'avant de devenir indépendant, le suprapharyngobranchial n'est représenté que par une apophyse dorso-médiane de l'épibranchial, s'appuyant sur la capsule otique (*Acipenser ruthenus*, stade 4 de SEWERTZOV, 1928 ; *Lepisosteus*, DE BEER, 1937, p. 113). Cette apophyse se détache ensuite et constitue le suprapharyngobranchial proprement dit. Cette individualisation ne s'opère pas dans le cas des Polyptéridés. Sur les *P. endlicheri endlicheri* et *P. bichir lapradei* adultes que j'ai examinés, la partie ossifiée de l'épi-suprapharyngobranchial est plus développée que celle décrite et représentée par ALLIS sur un *P. bichir bichir* (comparer fig. 30 B et ALLIS, 1922, pl. VIII, fig. 16-17).

Outre les cas d'*Acipenser* et *Lepisosteus*, un suprapharyngobranchial osseux et indépendant a été mis en évidence sur *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 190, fig. 45). *Birgeria mougeoti* (STENSIÖ, 1921, p. 185, fig. 65) et *Pygopterus nielsenii* (ALDINGER, 1937, p. 150, fig. 410) en possédaient vraisemblablement un osseux ou cartilagineux. Pour HOLMGREN comme pour NIELSEN, l'arc branchial primitif, dont dérive celui de tous les Actinoptérygiens, aurait comporté au-dessus de l'épibranchial un infrapharyngobranchial et un suprapharyngobranchial. Il est toutefois incontestable que infra- et suprapharyngobranchiaux n'ont pas la même valeur morphologique. Les premiers apparaissent au cours de l'ontogénèse comme des ébauches très tôt formées, alors que les seconds ne sont que des apophyses dorsales des éléments épibranchiaux correspondants. Cette différence explique pourquoi les infrapharyngobranchiaux ont été conservés, alors que les suprapharyngobranchiaux ont disparu par régression au cours de l'évolution des Actinoptérygiens. Les Polyptéridés montrent un stade intermédiaire où l'ébauche du suprapharyngobranchial se forme typiquement, mais ne se sépare pas de l'épibranchial.

Les arcs branchiaux 2 et 3 des Polyptéridés comprennent chacun un hypobranchial osseux, un cératobranchial osseux et un élément dorsal cartilagineux. Ce dernier, dirigé vers l'avant, correspond à un épi-infrapharyngobranchial. D'après ALLIS (1922), la partie distale correspondant à l'infrapharyngobranchial 2 est parfois ossifiée chez l'adulte. L'arc branchial 4 est réduit à un seul élément osseux, le cératobranchial, dont l'extrémité dorsale s'articule avec une apophyse du cératobranchial 3.

Les hypohyoïdes, les hypobranchiaux 1, 2 et 3 et les cératobranchiaux 4 sont réunis par une pièce médiane impaire, le basibranchial, qui est ossifiée dans sa plus grande partie. La pointe caudale seule reste cartilagineuse, et sans aucune trace de segmentation. D'après HOLMGREN et STENSIÖ (1936, p. 459), les embryons d'*Amia*, de *Lepisosteus* et d'*Acipenser* présentent, au début de leur développement, un basibranchial unique, mais celui-ci se segmente ultérieurement. Les Polyptéridés auraient conservé à l'état adulte un caractère embryonnaire et transitoire chez d'autres formes.

Le quatrième cératobranchial des Polyptéridés est recouvert par une série de plaques osseuses, portant des dents, et qui sont déjà bien formées à 46 mm. Ces ossifications superficielles sont, en fait, indépendantes de l'arc viscéral proprement dit. Elles forment un pharyngien inférieur, analogue à celui qui recouvre le cératobranchial 5 d'*Amia* et de certains Téléostéens (DE BEER, 1937, p. 106).

Le parahyoïde ou urohyal des Polyptéridés a été décrit par FUCHS (1929). Sur *P. endlicheri endlicheri*, je l'ai trouvé formé de trois ossifications. Les deux antérieures, symétriques, sont situées le long du bord médian des deux forts tendons qui passent dorsalement aux artères afférentes de l'arc hyoïde et du premier arc

branchial, et par lesquels le muscle *sternohyoideus* s'insère sur l'hypohyal. Un peu plus en arrière, la troisième ossification en forme d'Y, la pointe tournée vers l'arrière, est reliée aux précédentes par des ligaments. Cet Y entoure la base postérieure du muscle *branchiomandibularis*. Le parahyoïde est une ossification de membrane étroitement associée à la musculature ventrale. Il correspond à l'urohyal qui se trouve sous les basibranchiaux, et en rapport avec les mêmes muscles chez beaucoup de Téléostéens (HOLMGREN et STENSIÖ, 1936, p. 493).

Un urohyal a été signalé également parmi les Palaeoniscoïdes. Celui d'*Acrorhabdus* était formé seulement d'une lame verticale (STENSIÖ, 1921, p. 222-223). ALDINGER (1937, p. 241) considère comme urohyal une plaque osseuse médiane, triangulaire, à pointe tournée vers l'avant et à surface légèrement arquée, qui a été décrite par DAMES (1888) sur un *Gyrolepis alberti*.

SQUELETTE AXIAL

Aux stades de 46 et 53 mm., la notochorde de *Polypterus senegalus* présente son aspect juvénile typique, bien que les vertèbres soient déjà ossifiées. Elle est constituée d'un tissu vacuolaire lâche, entouré par une assise de cellules épithéliales formant la gaine interne ou *limitans chordae propriae*. L'ensemble est entouré par une gaine moyenne fibreuse, épaisse, anhiste, la *tunica fibrosa*, elle-

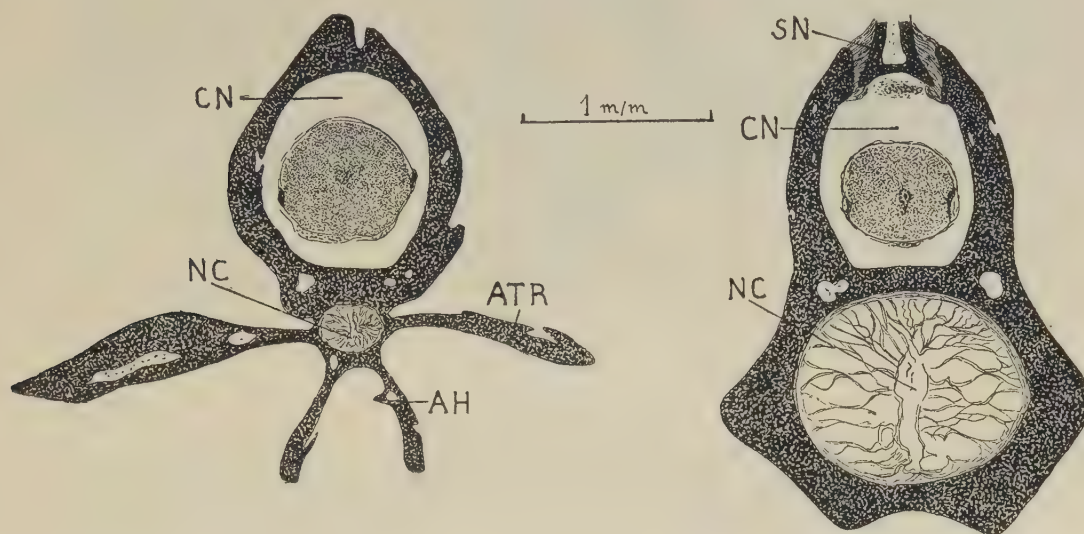


FIG. 38. — *Calamoichthys calabaricus* adulte. Coupes transversales d'une vertèbre abdominale.

A gauche, région médiane ; la chorde présente son diamètre minimum ; les apophyses transverses et hémiales sont bien développées.

A droite, région postérieure, à la base du supraneural.

- AH, apophyse hémale.
- ATR, apophyse transverse.
- CN, canal neural.
- NC, notochorde.
- SN, supraneural.

même limitée extérieurement par une mince membrane, la gaine externe ou *elastica externa*. A ces stades, la chorde est continue depuis le neurocrâne jusqu'à l'extrémité caudale du corps, sans constriction au niveau des corps vertébraux qui l'entourent complètement. Ces derniers sont extérieurs aux gaines de la chorde : ils se développent selon le mode acrochordal, c'est-à-dire que les gaines de la chorde ne prennent aucune part à leur formation. Aux stades plus âgés, la chorde des Polyptères est fortement comprimée au centre de chaque vertèbre. Elle persiste ainsi continue chez les *Calamoichthys* adultes (Fig. 38), mais chez

les *Polypterus* elle finit par se trouver segmentée en fragments intervertébraux. Le corps de la vertèbre est alors biconcave et à centre plein.

Les vertèbres des Polyptéridés sont du type holospondyle. Chaque *centrum* amphicoele porte latéralement une apophyse transverse. Celle-ci est très saillante dans la région abdominale, mais diminuée progressivement de taille vers la région caudale où elle disparaît totalement. Ventralement, le *centrum* présente deux crêtes longitudinales, entre lesquelles passe l'aorte dorsale. Ces apophyses hémales sont beaucoup plus saillantes dans la région postérieure du corps que dans la région antérieure. L'arc neural est soudé au *centrum*. Sa paroi latérale est percée de deux orifices pour le passage des racines des nerfs spinaux. Il n'y a

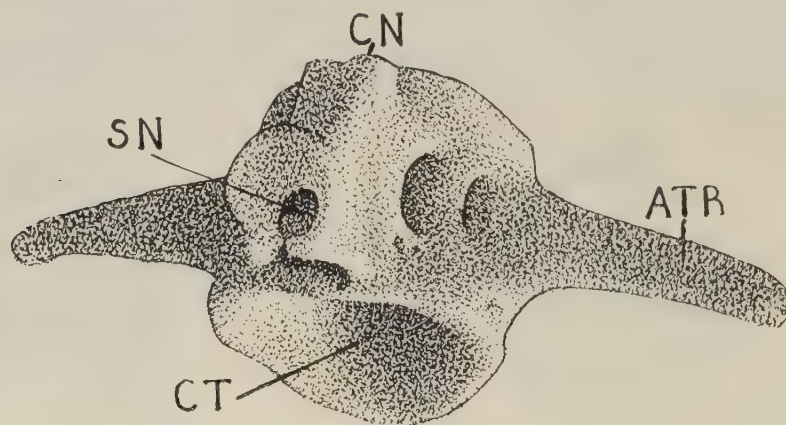


FIG. 39. — *Polypterus endlicheri endlicheri*. Vertèbre abdominale.
Vue postéro-dorsale.

ATR, apophyse transverse.

CN, canal neural.

CT, *centrum*.

SN, base du supraneural.

pas d'épines neurales, mais un renflement dorso-postérieur de l'arc forme une sorte de cupule dans laquelle s'articule la base d'un supraneural impair très allongé (Fig. 39).

Le nombre des vertèbres est étroitement lié à celui des écailles en ligne longitudinale, ainsi qu'il ressort du tableau suivant.

	Nombres observés		Nombres d'après BOULENGER (1901)	
	Ecailles	Vertèbres	Ecailles	Vertèbres
<i>Calamoichthys</i>	107	109	106-114	110-113
<i>P. senegalus</i>	57	57	53-61	60
<i>P. bichir lapradei</i>	61	61	61-68	64
<i>P. bichir bichir</i>	—	—	63-70	67
<i>P. endlicheri</i>	53	54	50-58	—
<i>P. palmas</i>	—	—	52-56	57

En fait, dans la région abdominale des Polyptères, chaque vertèbre est reliée à une écaille de la ligne latérale par l'intermédiaire d'une ossification pleuroïde.

Cette monomérisation exacte de l'écaillure est sans aucun doute un caractère primitif des Poissons osseux, bien que les Palaeoniscoïdes offrent plusieurs exemples de polymérisation des rangées transversales d'écaillures (WESTOLL, 1944). C'est ainsi qu'ALDINGER (1937, p. 181), chez *Pygopterus* et NIELSEN (1942, p. 225), chez *Glaucolepis*, signalent trois rangées d'écaillures par myotome.

Au stade de 30 mm., BUDGETT (1902) n'a observé aucune trace d'ossification dans le squelette axial. Le long de la notochorde, trois séries de cartilages pairs reposent directement sur la gaine externe. La série supérieure est constituée par les cartilages neuraux qui rejoignent leurs symétriques au-dessus de la moelle épinière, mais ne sont pas soudés l'un à l'autre, sauf dans la région caudale. Ils sont surmontés d'un cartilage supraneural impair. Au-dessous se trouve la série des cartilages latéraux, bien développés dans la région antérieure du corps, mais diminuant de taille dans la région médiane et manquant complètement dans la région caudale. La série des cartilages ventraux, par contre, est développée d'un bout à l'autre du corps. Dans la région caudale, ils forment des arcs hémaux prolongés par une épine hémale impaire. Les cartilages neuraux, latéraux et ventraux, qui correspondent à une même vertèbre, sont situés à peu près les uns au-dessus des autres, de sorte qu'une section transversale passant entre deux myomères les coupe souvent tous les trois. Le cartilage neural est incontestablement un basidorsal ; quant aux cartilages latéraux et ventraux, ils correspondent aux basiventraux, secondairement scindés en deux éléments. Il n'y a aucune trace d'interdorsal ni d'interventral, pas plus que de diplospondylie.

Au stade de 46 mm. (Fig. 40), les vertèbres apparaissent formées d'une lamelle osseuse entourant la moelle épinière, la notochorde et les éléments cartilagineux appliqués sur celle-ci. Cette ossification n'intéresse aucunement les gaines de la chorde qui restent intactes. Mais elle déborde largement les cartilages et s'étend au tissu conjonctif qui les relie, de sorte qu'il y a passage continu entre l'ossification périchondrale et l'ossification de membrane. Le développement de la vertèbre est autocétral et acrochordal. Dès ce stade de 46 mm., les cartilages qui étaient seuls présents au stade de 30 mm. montrent des traces de dégénérescence et de régression très accusées. A la partie périphérique des éléments cartilagineux, c'est-à-dire au contact de l'ossification périchondrale, on trouve des chondrocytes à tous les stades de dégénérescence, certains même sont complètement isolés entre la gaine externe de la chorde et la lamelle osseuse. Le basidorsal est scindé en deux, la partie médiane ayant disparu. La partie supérieure soudée à sa symétrique, là où s'articule le supraneural, n'est pas encore entièrement recouverte par l'ossification. Le cartilage latéral forme le noyau interne de l'apophyse transverse. Il est à remarquer que la diminution de taille rostrocaudale de cet élément cartilagineux, signalée par BUDGETT, est corrélative de celle qui affecte l'apophyse transverse définitive. Le cartilage ventral, dans la région abdominale antérieure, ne participe pas à la formation du centre vertébral. On le trouve dans l'extrémité proximale de la côte ventrale qui est rattachée à la face inférieure de l'apophyse transverse. Le cartilage ventral a donc subi un déplacement : primitivement appliqué sur la gaine externe de la chorde, il en est secondairement éloigné par l'ossification vertébrale qui se développe entre lui et la notochorde. Ce phénomène ne se produit toutefois que dans la région antérieure du corps où le cartilage latéral est bien développé. Dans la région abdominale postérieure et dans la région caudale, le cartilage ventral reste appliqué le long de la chorde et se comporte dans le développement de la vertèbre comme un véritable élément basiventral. Signalons enfin que les racines nerveuses dorsales et ventrales sortent de chaque vertèbre immédiatement en arrière des basidorsaux et basiventraux correspondants et que le ganglion spinal est situé à l'extérieur du canal neural.

Le squelette axial des Actinoptérygiens primitifs a été décrit en détail pour les espèces suivantes : *Pygopterus* (STENSIÖ, 1921, p. 206-207 ; ALDINGER, 1937, p. 254-261), *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 211-220) ; *Gyrolepis* (ALDINGER, 1937, p. 242), *Birgeria* (STENSIÖ, 1921, p. 187-190 et 1932, p. 290), *Bobasatrania* (STENSIÖ,

1932, p. 142-146), *Ospia* (*Id.*, p. 262), *Australosomus* (*Id.*, p. 174-177 ; PIVETEAU, 1934 *b*, p. 33-35). Toutes ces formes possèdent une notochorde persistante et sans constriction à l'état adulte. Des pièces arcuales dorsales et ventrales sont ossifiées, mais restent indépendantes les unes des autres et n'entourent pas complètement la chorde. Nous dirons qu'un tel squelette axial est du type palæoniscoïde.

L'existence de véritables centres acrochordaux n'a été signalée que dans la région caudale de *Ptycholepis* (WOODWARD, 1895, p. 317) et de *Pygopterus*. Chez

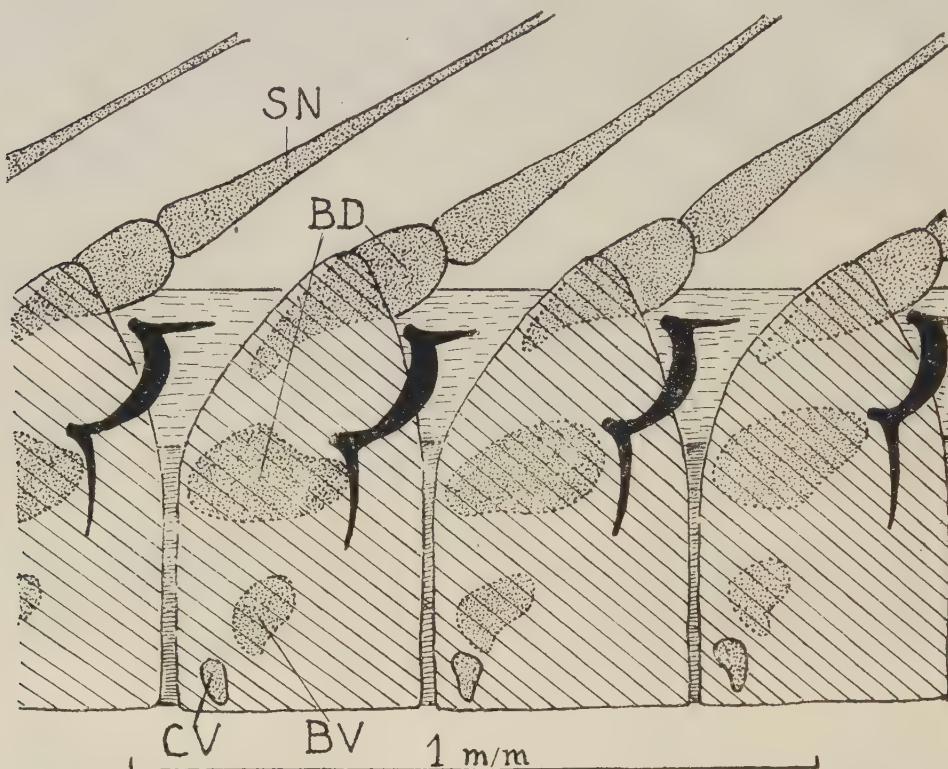


FIG. 40. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Squelette axial de la région abdominale. Reconstruction graphique en vue latérale. Les parties cartilagineuses sont ponctuées, les parties osseuses hachurées, les nerfs spinaux en noir.

BD, basidorsal.

BV, basiventral.

CV, cartilage ventral correspondant à la côte ventrale.

SN, supraneural.

ce dernier genre, le *centrum* est un cylindre d'os spongieux. Un ou deux éléments sont percés latéralement d'un orifice par lequel pénétrait probablement un vaisseau sanguin (ALDINGER, 1937, p. 157). Quant aux centres d'*Australosomus*, ils résultent d'une calcification secondaire de la gaine moyenne de la notochorde, phénomène dont on ne connaît jusqu'à présent aucun autre exemple parmi les Actinoptérygiens vivants ou fossiles. Une telle ossification chordacentrique est donc exceptionnelle.

Les pièces arcuales, par contre, présentent toujours la même structure, et seul leur degré d'ossification varie. Celles de *Bobasatrania*, au moins sur les plus petits individus, sont formées uniquement de tissu osseux périchondral : le centre

était occupé par du cartilage qui a disparu lors de la fossilisation. Celles d'*Australosomus* étaient de même constituées dans leur partie proximale, c'est-à-dire située près de la corde, d'un tissu osseux spongieux limité par une mince lamelle périchondrale. L'absence, chez *Pygopterus*, de certains éléments arcuaux existant chez *Glaucolepis*, serait due au fait que les individus décrits de *Pygopterus* sont trop jeunes pour que les processus d'ossification aient pu se développer dans tous les éléments en question. Il y a de bonnes raisons de croire que les ossifications qui manquent seraient trouvées à l'examen d'individus plus âgés et mieux conservés. De même, sur le type de *Birgeria groenlandica*, les interdorsaux ne sont pas ossifiés, et les éléments ventraux caractéristiques chez *B. mougeoti* sont très imparfaitement ossifiés. Il est hors de doute que ces particularités sont dues à la jeunesse de l'individu décrit. Nous pouvons donc conclure que le squelette axial des Palaeoniscoïdes apparaissait sous forme d'éléments cartilagineux, s'ossifiant tardivement au cours de l'ontogénèse, et selon un processus d'ossification périchordale. Les Bobasatraniidés, les Ospiidés et vraisemblablement tous les groupes voisins présentaient également ces caractères.

Le squelette axial des Chondrostéens modernes dérive du type primitif par régression de l'ossification. Il existe, en effet, pour tous les autres caractères, une ressemblance précise entre les vertèbres d'*Acipenser* et de *Glaucolepis* par exemple, notamment en ce qui concerne le canal hémal formé par les basiventrals (NIELSEN, 1942, p. 222). *Acipenser* ne serait, au moins en ce qui concerne le squelette axial, qu'un Palaeoniscoïde néoténique. Dans l'ensemble, Holostéens-Téléostéens, nous constatons au contraire l'élimination progressive des structures embryonnaires, et le développement de plus en plus grand et de plus en plus précoce de l'ossification. Les pièces arcuales cartilagineuses dorsales et ventrales des Salmonidés et des Esocidés par exemple sont bien développées au début de l'ontogénèse. Celles de certains Cyprinidés, notamment *Rhodeus*, se rejoignent même latéralement pour former un anneau autour de la notochorde (SCHEEL, 1893). Par contre, chez *Atherina*, *Syngnathus*... les cartilages ventraux n'apparaissent plus, et chez *Gobius*, on ne trouve plus ni dorsaux ni ventraux. Il existe donc des formes chez lesquelles les centres se développent directement dans le tissu conjonctif, sans aucun cartilage (EMELIANOV, 1926). Il est clair cependant que l'os dérive toujours d'une ossification primitivement périchondrale, car la vertèbre présente la même morphologie et la même structure que dans les cas où il y a préformation cartilagineuse. Ainsi, l'évolution du squelette axial des formes supérieures d'Actinoptérygiens s'est effectuée dans le sens d'un remplacement de plus en plus complet du tissu cartilagineux par le tissu osseux, ce dernier arrivant même à éliminer complètement le premier de l'ontogénèse.

Les vertèbres osseuses de la plupart des Téléostéens restent perforées chez l'adulte (vertèbres notochordales). La corde est alors continue, mais présente une série d'étranglements intravertébraux et d'élargissements intervertébraux. Cette condition s'observe à l'état transitoire chez les jeunes *Polypterus* et d'une façon constante chez *Calamoichthys*. Les Polyptéridés possèdent une série de côtes vraies (côtes pleurales ou côtes ventrales). Elles sont rattachées dans la région antérieure du corps sous les apophyses transverses. Mais dans la région abdominale postérieure, leur point d'insertion glisse au-dessous du centre. Dans la région caudale, on trouve un arc hémal impair, reposant par une articulation bicipitale sur les apophyses hémiales. On peut donner à ces ossifications le nom d'infrahémiales.

Au stade de 46 mm., les côtes sont déjà bien ossifiées. Leur extrémité proximale contient un noyau cartilagineux qui n'est autre que le cartilage ventral du stade de 30 mm. de BUDGETT, comme il a été dit précédemment. Les Palaeoniscoïdes ne possèdent jamais de côtes ossifiées. Toutefois, des côtes osseuses rudimentaires ont été signalées chez *Australosomus* (STENSIÖ, 1932, p. 176). *Ospia* en possède de typiques (STENSIÖ, 1932, p. 263), de même qu'*Amia*, *Lepisosteus* et la plupart des Téléostéens.

Les ossifications pleuroïdes (côtes dorsales) des Polyptéridés sont bien déve-

loppées dans la région abdominale, mais disparaissent vers le début de la région caudale. Rattachées à l'extrémité de l'apophyse transverse, elles s'allongent entre les muscles épi- et hypoaxiaux, et sont fortement assujetties par leur extrémité distale à la face interne des écailles de la ligne latérale. Au stade de 30 mm., des nodules cartilagineux allongés sont situés près de la ligne latérale, à la périphérie du myosepte horizontal. A 46 mm., une ossification de membrane entoure ces cartilages et se rattache à l'apophyse transverse de la vertèbre correspondante. Les pleuroïdes ou côtes dorsales, qui ont pour caractéristique essentielle de se trouver situées au niveau du myosepte horizontal, se rencontrent seulement chez les Téléostéens. Des côtes dorsales cartilagineuses apparaissent dans la région distale du myosepte horizontal des Salmonidés. Elles s'accroissent en direction centripète jusqu'à occuper chez l'adulte la plus grande partie du sept. Chez les Clupeidés et *Thymallus*, l'extrémité est cartilagineuse et bifurquée, la partie proximale ossifiée (GÖPPER, 1895). Cette forme bifurquée est également celle de l'épais repli membraneux entourant le nerf latéral d'*Acipenser* et qui mérite peut-être d'être considéré comme une côte dorsale tout à fait rudimentaire (EMELIANOV, 1926, fig. 1 et 2). D'autres Téléostéens possèdent des côtes dorsales qui s'ossifient directement et sont généralement rattachées à la vertèbre par un ligament. Les pleuroïdes des Polyptéridés sont évidemment de même nature que ceux des Téléostéens. Ils en diffèrent néanmoins en ce que l'ossification entoure le noyau cartilagineux distal, alors que le cartilage existe seul chez les Salmonidés, et que l'ossification n'intéresse pas la partie cartilagineuse chez les Clupéidés et *Thymallus*.

La question de l'homologie des pleuroïdes des Actinoptérygiens et des côtes dorsales des Urodèles et des autres Vertébrés ne peut être abordée ici (Cf. DOLLO, 1892 ; EMELIANOV, 1926-1928 ; REMANE, 1936).

NAGEOIRES PAIRES (Artioptérygies)

I. Ceinture scapulaire primaire ou endosquelettique

Chez les Polyptéridés, la ceinture primaire est soudée à la face médiane du *cleithrum*. D'abord cartilagineuse et d'une seule pièce, elle s'ossifie tardivement chez *Polypterus* en deux parties : une supérieure, la *pars scapularis*, et une inférieure, la *pars coracoidea*. La ceinture reste cartilagineuse chez *Calamoichthys*. Les deux parties osseuses, lorsqu'elles existent, sont réunies par une symphyse cartilagineuse. Celle-ci forme caudalement une apophyse globuleuse sur laquelle s'articulent les deux pièces marginales de l'omoptérygie. Antérieurement, l'ensemble scapulo-coracoïde est creusé d'une cavité au fond de laquelle un canal livre passage à un nerf diazonal et à des vaisseaux sanguins. Ce canal, limité par une échancrure du bord supérieur de l'ossification coracoïde et par le cartilage médian, débouche derrière l'apophyse articulaire et un peu au-dessous de celle-ci (Fig. 44). La ceinture primaire a été décrite chez quelques Actinoptérygiens fossiles, notamment *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 223-227), *Boreosomus* (*Id.*, p. 357-360), *Pygopterus* (ALDINGER, 1937, p. 161-164), *Palaeoniscus* (*Id.*, p. 108-110), *Acrorhabdus* (*Id.*, p. 283-286, et STENSIÖ, 1921, p. 228-230) et partiellement chez *Amblypterus* (WATSON, 1925, p. 824-826) et *Ospia* (STENSIÖ, 1932, p. 263-264). La ceinture scapulaire de toutes ces formes est constituée à l'état adulte par une seule ossification, sans trace de suture. Celle de *Glaucolepis* se compose d'un tissu osseux spongieux limité par une lamelle externe d'origine périchondrale. Il est hors de doute que la ceinture des jeunes individus n'était que très faiblement ossifiée, ou même pas du tout. Mais il est impossible jusqu'à présent de préciser si l'ossification se développait à partir de deux centres ou d'un seul. La persistance d'une symphyse cartilagineuse entre la *pars scapularis* et la *pars coracoidea* des Polyptères adultes indique un degré d'ossification nettement moindre que celui observé chez les formes primitives. Cette régression de l'ossification atteint son degré maximum chez *Calamoichthys*. Une évolution de même sens s'est produite dans le groupe des Holostéens, mais d'une façon différente car on trouve un centre osseux seulement dans la *pars scapularis* de la ceinture de *Lepisosteus*, et aucun dans celle d'*Amia*, qui reste entièrement cartilagineuse (GOODRICH, 1930, p. 168).

Considérée comme un tout et comparée à la ceinture primaire des Actinoptérygiens, celle des Polyptéridés présente une structure très simplifiée, caractérisée par l'absence de *fenestra coracocleithralis*, d'arc mésocoracoïde, et par l'extrême réduction de la face glénoïde ou *margo radialis*. Chez les formes les moins évoluées, telles que *Glaucolepis* et *Pygopterus*, la ceinture primaire prend contact avec la face interne du *cleithrum*, le long de deux étroites facettes longitudinales distinctes. Les muscles abducteurs ventraux ou latéraux passaient dans l'espace limité inférieurement et latéralement par le *cleithrum*, médianement et supérieurement par l'ossification de la ceinture. Cet espace, ouvert rostralement et caudalement, est l'homologue de la *fenestra coracocleithralis* des Téléostéens et de *Lepisosteus*. Il était peut-être fermé par une membrane, comme chez les Poissons actuels. La musculature abductrice de la nageoire s'insérait probablement sur la ceinture primaire, et peut-être aussi sur la membrane obturant la *fenestra coracocleithralis* et sur le *cleithrum*. L'existence d'une crête osseuse à la face

ventrale du scapulo-coracoïde de *Glaucolepis* (Fig. 41) semble indiquer que cette musculature était divisée en deux. Au-dessous de cette crête, la ceinture est perforée par un canal pour le nerf diazonal inférieur (ALDINGER, 1937, fig. 44 c₂). Chez *Palaeoniscus freieslebeni*, d'après les reconstructions d'ALDINGER, il existait une crête située comme celle de *Glaucolepis*. Mais cette crête aurait été en contact avec le *cleithrum*, et par suite la *fenestra coracocleithralis* aurait été réduite à une très petite ouverture. Toutefois, NIELSEN a émis de sérieuses réserves sur

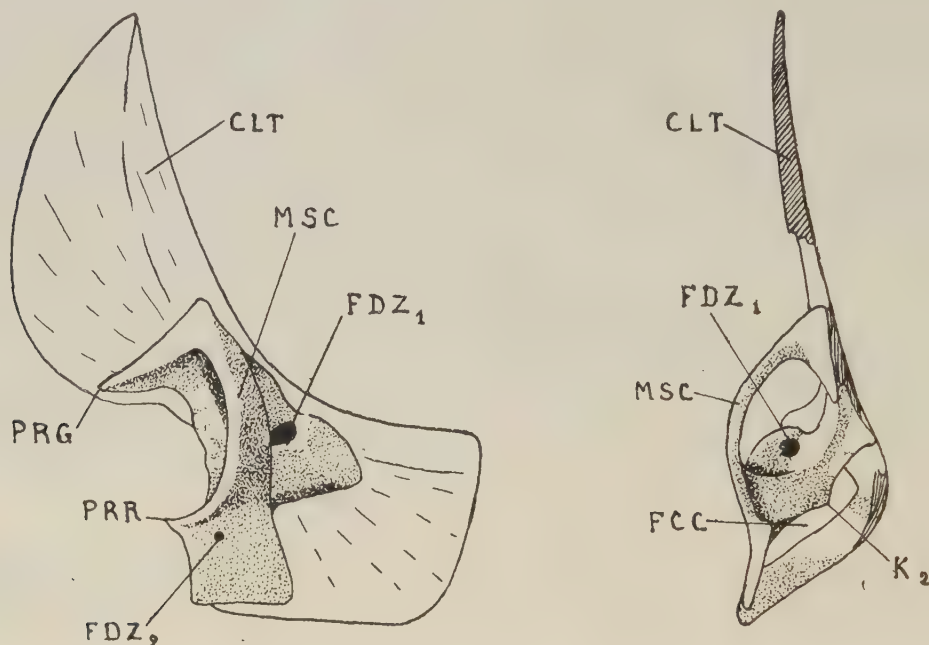


FIG. 41. — Ceinture scapulaire de *Glaucolepis magna* (d'après NIELSEN, 1942)
A gauche, vue médio-dorsale ; à droite, vue dorsale.

- CLT, *cleithrum*.
- FCC, *fenestra coraco-cleithralis*.
- FDZ₁, canal du nerf diazonal supérieur.
- FDZ₂, canal du nerf diazonal inférieur.
- K₂, crête divisant la musculature abductrice.
- MSC, *mésocoracoïde*.
- PRG, *processus glenoidalis*.
- PRR, *processus radialis*.

l'exactitude des interprétations d'ALDINGER en ce qui concerne la ceinture de *Palaeoniscus*, ainsi que nous le verrons plus loin.

L'espace occupé par la musculature abductrice de *Boreosomus* et *Acrorhabdus* est haut et étroit, ce qui est dû à l'orientation verticale de la face glénoïde ; il est de plus très réduit antérieurement, de sorte qu'il n'existait probablement pas de *fenestra coracocleithralis*. Chez *Acrorhabdus*, ALDINGER a figuré une crête longitudinale (1937, fig. 84 r) qui correspond probablement à celle de *Glaucolepis*, mais le passage du nerf diazonal inférieur n'est pas visible. Il ne l'est pas non plus chez *Boreosomus*.

Quant à la musculature dorsale (médiane), elle passait, chez *Glaucolepis*, dans un canal limité inférieurement et latéralement par le scapulo-coracoïde, médianement et supérieurement par un arc mésocoracoïde osseux. *Palaeoniscus*

freieslebeni et *Boreosomus reuterskiöldi* possèdent également un arc mésocoracoïde entièrement ossifié. *Boreosomus piveteaui* possède seulement, comme *Acrorhabdus*, un processus médian osseux qui correspond à la partie dorsale de l'arc mésocoracoïde. NIELSEN en déduit que l'arc mésocoracoïde de *B. piveteaui* et *Acrorhabdus* était complet mais moins complètement ossifié que celui de *B. reuterskiöldi* et de *Glaucolepis*. Il ajoute que l'absence d'ossification mésocora-

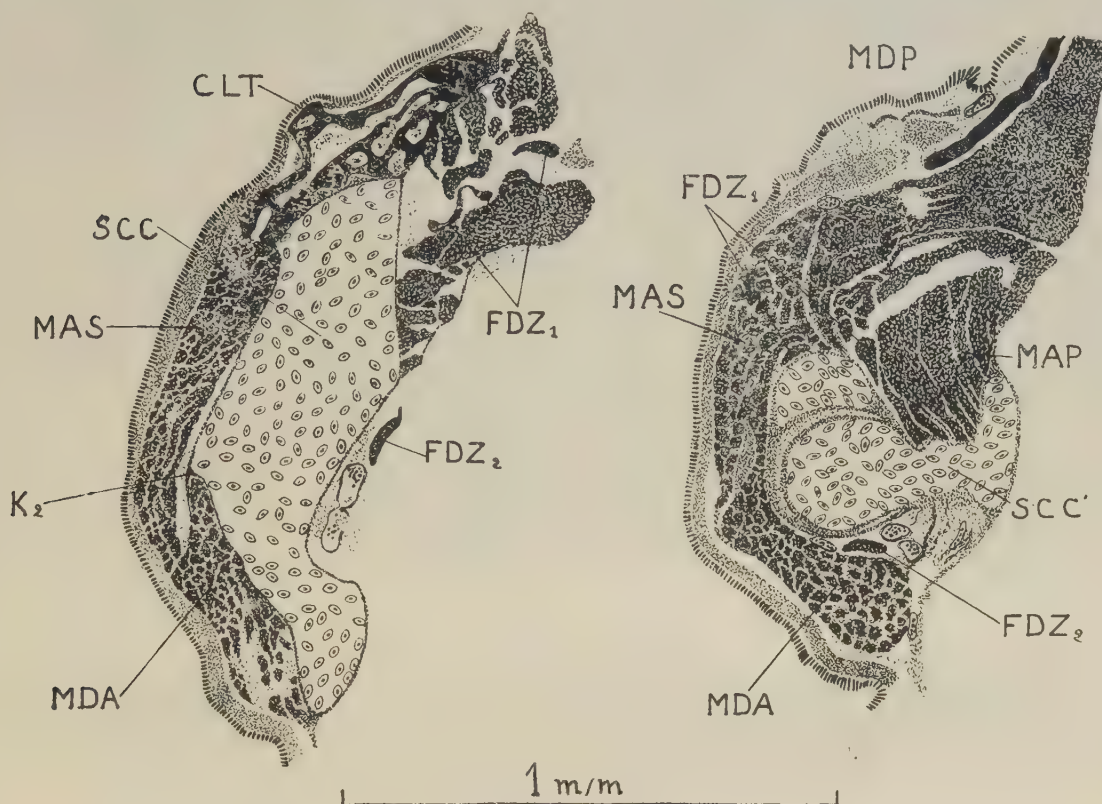


FIG. 42. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Coupes transversales de la ceinture scapulaire.

- CLT, cleithrum.
- FDZ₁, nerf diazonal supérieur.
- FDZ₂, nerf diazonal inférieur.
- K₂, crête divisant la musculature abductrice.
- MAP, muscle *adductor profundus*.
- MAS, muscle *abductor superficialis*.
- MDA, muscle *dilatator anterior*.
- MDP, muscle *dilatator posterior*.
- SCC, scapulo-coracoïde.

coïde chez *Pygopterus* peut être expliquée de la même façon. La présence d'un arc mésocoracoïde osseux ou cartilagineux serait alors un caractère propre à tous les Actinoptérygiens primitifs et son absence totale toujours secondaire.

Chez *Glaucolepis*, il existe pour le nerf diazonal supérieur un canal qui s'ouvre, d'une part sur la face médio-dorsale du scapulo-coracoïde, au-dessous de l'arc mésocoracoïde, et d'autre part à la face ventro-latérale de la ceinture (Fig. 41). Un canal situé de façon homologue a été figuré chez *Pygopterus* et

Acrorhabdus (ALDINGER, 1937, fig. 44 et 84, c_1). Par contre, *Boreosomus* ne présente qu'une échancrure du bord postérieur de l'ossification de la ceinture, échancrure qui était peut-être fermée par du cartilage de façon à former un canal clos.

Enfin, entre les musculatures latéro-ventrale et médio-dorsale, la ceinture primaire présente une face glénoïde où viennent s'articuler les rayons osseux de la nageoire. Cette face glénoïde est limitée dorso-latéralement par un *processus glenoidalis* (*Glaucolepis*, *Boreosomus*, *Palaeoniscus*, *Acrorhabdus* et *Pygopterus*), ventro-médianement par un *processus radialis* (*Glaucolepis* et *Palaeoniscus*).

La ceinture primaire, entièrement cartilagineuse, des Polyptères jeunes (stades de 46 et 55 mm.) présente une arête longitudinale médiane, séparant sur la face latérale deux faces qui forment entre elles un angle obtus très net. Cette arête correspond à la symphyse cartilagineuse de l'adulte. Sur la face latérale supérieure qui correspond à la *pars scapularis* s'insèrent les muscles *abductor superficialis* et *abductor profundus*, selon la nomenclature de SHANN (1924). Sur la face latérale inférieure qui correspond à la *pars coracoïdea* s'insère le muscle *dilatator anterior*. L'arête qui sépare les insertions de ces deux masses musculaires est sans doute homologue de la crête- k_2 de *Glaucolepis*. Le nerf diazonal inférieur des Polyptères sort en effet du canal qui traverse la ceinture, juste au-dessous de l'arête en question ; il passe entre la *pars coracoïdea* et le muscle *dilatator anterior*, comme devait le faire le nerf correspondant au canal *fdz₂* chez *Glaucolepis*.

La musculature dorso-médiane comprend le muscle *dilatator posterior*, inséré sur le *cleithrum* et les muscles *adductor superficialis* et *adductor profundus* insérés sur le scapulo-coracoïde. Le dernier de ces muscles est logé dans une dépression du cartilage dont le bord médian occupe la situation de la base d'un arc mésocoracoïde. Quant à la face glénoïde, elle est, nous l'avons dit, réduite à une apophyse globuleuse qui, par sa position, correspond au *processus radialis* de *Glaucolepis* (Fig. 42, 43).

La ceinture primaire des Polyptéridés présente donc certains points de res-

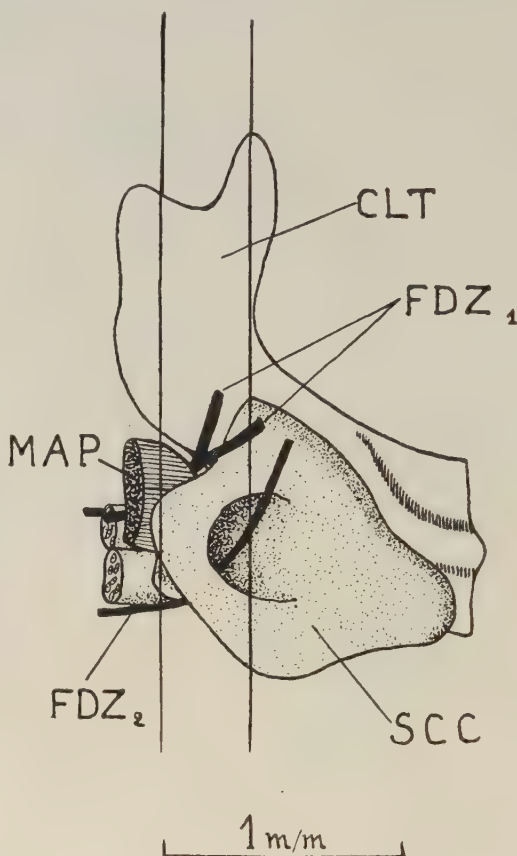


FIG. 43. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Vue interne de la ceinture scapulaire gauche. Reconstruction graphique. Les deux traits verticaux indiquent la position des coupes transversales représentées fig. 42.

CLT, *cleithrum*.

FDZ₁, nerf diazonal supérieur.

FDZ₂, nerf diazonal inférieur.

MAP, muscle *adductor profundus*.

SCC, scapulo-coracoïde.

semblance avec celle des Actinoptérygiens primitifs, notamment celle de *Glaucolepis*. Elle diffère néanmoins de cette dernière par des différences morphologiques profondes. Toute une partie de la ceinture manque chez les Polyptéridés, à savoir l'arc mésocoracoïde et la partie du scapulo-coracoïde située au-dessus du canal pour le nerf diazonal supérieur (fdz_2). Ce nerf passe en effet, chez les Polyptéridés, au-dessus de la *pars scapularis*. En outre, la ceinture occupe une position caudale par rapport au *cleithrum*, de sorte que la musculature abductrice est entièrement située derrière cet os dermique. Par suite, il ne peut y avoir de *fenestra coracocleithralis*. Enfin, l'omoptérygie, qui était dans un plan horizontal chez *Glaucolepis*, est redressée dans un plan vertical chez les Polyptéridés.

La disposition horizontale « en balancier » est la plus généralement répandue parmi les Actinoptérygiens, et représente certainement le type palaeoniscoïde primitif de nageoire. La face glénoïde est alors horizontale (*Glaucolepis* et *Amblypterus*). ALDINGER (1937, p. 339), qui a donné une reconstruction du scapulo-coracoïde de *Palaeoniscus freieslebeni*, décrit la face glénoïde de cette espèce comme étant presque verticale, comme celle de *Pygopterus*. Mais NIELSEN conteste l'exactitude de cette description, en raison de l'étroite ressemblance entre la ceinture de *Palaeoniscus* et celle de *Glaucolepis*. Il est en outre tout à fait improbable que *P. freieslebeni* ait possédé une nageoire verticale car, dans le genre *Palaeoniscus*, cette nageoire présente toujours la forme palaeoniscoïde typique. On connaît par contre des nageoires incontestablement verticales, chez *Tarrasius* (MOY-THOMAS, 1934) et *Cornuboniscus* (WHITE, 1939). Il devait en être de même chez *Pygopterus* et *Boreosomus*, car la face glénoïde était à peu près verticale. A ce sujet, WHITE a fait remarquer avec justesse que la figure de *Pygopterus* donnée par ALDINGER (1937, fig. 26) représente une nageoire pectorale incompatible avec la disposition de la ceinture primaire, décrite par ailleurs avec beaucoup de soin. Enfin, le plan de la pectorale d'*Acrorhabdus* faisait un angle de 60° avec l'horizontale (ALDINGER, 1937, p. 286). D'ailleurs, il n'y a aucune relation nécessaire entre le redressement du plan de la nageoire et la disparition de l'arc mésocoracoïde, puisque *Boreosomus reuterskiöldi* en possédait un aussi bien développé et ossifié que *Glaucolepis*. Mais on ne saurait contester d'autre part que le relèvement de la nageoire pectorale soit un phénomène secondaire, qui s'est produit dans plusieurs lignées indépendantes, et par suite probablement de façons différentes. C'est ainsi que, chez les Polyptéridés, le redressement est corrélatif d'une réduction de la face glénoïde à une apophyse articulaire sphérique, c'est-à-dire à un point géométrique.

Bien que la ceinture scapulaire primaire des Polyptéridés diffère de celle des Palaeoniscoïdes, il est probable qu'elle en dérive phylogénétiquement. Toutefois, nos connaissances sur les ceintures des formes fossiles et leurs variations sont encore trop peu étendues pour permettre de préciser une évolution possible menant au type *Polypterus* à partir du type *Glaucolepis*. Ce dernier, actuellement le mieux connu et, semble-t-il, le moins spécialisé, présente, comme nous l'avons vu, certains détails de structure dont les homologues existent également chez les Polyptéridés, de sorte que la ceinture scapulaire de ces derniers peut être considérée comme étant de type actinoptérygien.

II. Ceinture scapulaire dermique ou exosquelettique

Le *cleithrum*, sur la face interne duquel est soudé le scapulo-coracoïde, constitue l'élément le plus important de la ceinture dermique des Polyptéridés. Ventralement, les deux *cleithrum* sont réunis par une paire de clavicules, plaques triangulaires de grande taille, réunies médianement par une suture. Dorsalement, le *cleithrum* possède une apophyse rostrale sur laquelle s'appuie le *supracleithrum* (*epicleithrum*) (Fig. 44). Ce dernier élément est réuni aux extrascapulaires par le

posttemporal. Le canal sensoriel infraorbitaire traverse le posttemporal, mais non le *supracleithrum*, les organes sensoriels étant situés dans la peau, au-dessus de cet os (ALLIS, 1900 *a*, p. 440). Cette condition, selon JARVIK, est certainement secondaire (1944, p. 9). En arrière et au niveau de l'articulation *cleithrum-supracleithrum*, existe une plaque osseuse dont le bord antérieur est recouvert à

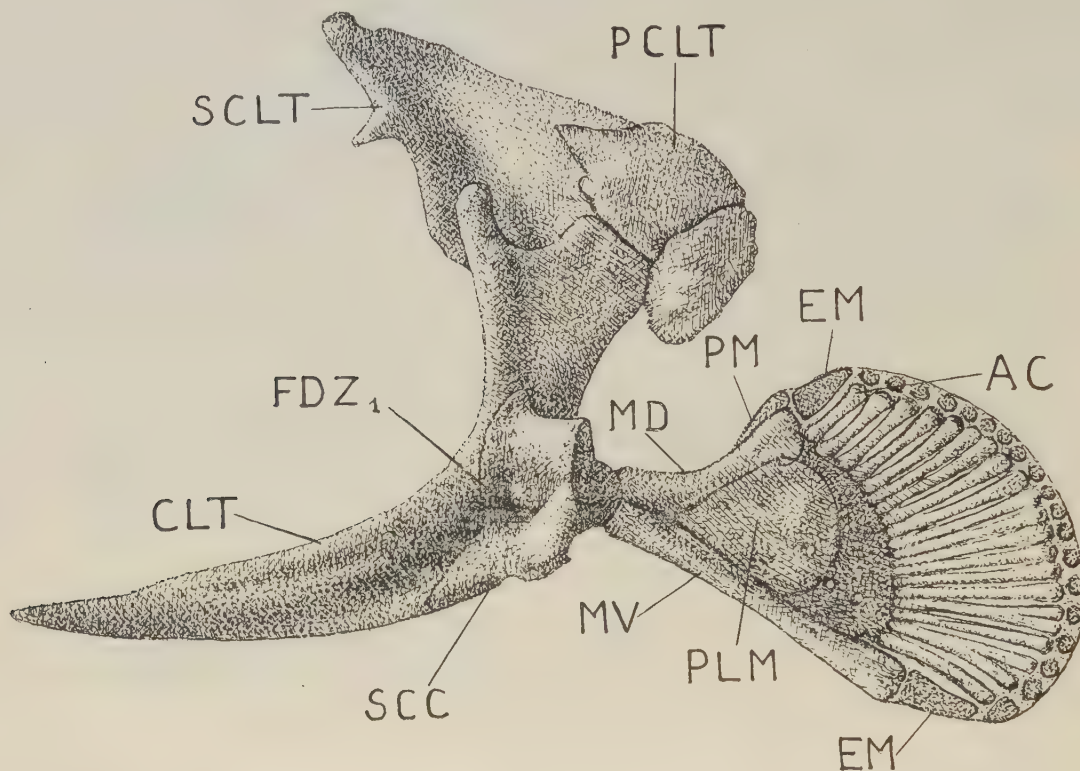


FIG. 44. — *Polypterus endlicheri endlicheri*. Nageoire pectorale et ceinture scapulaire gauches. Vue interne.

- AC, actinaux.
- CLT, cleithrum.
- EM, épimarginal.
- FDZ₁, canal du nerf diazonal inférieur.
- MD, marginal dorsal.
- MV, marginal ventral.
- PCLT, postcleithrum.
- PLM, plaque médiane.
- PM, promarginal.
- SCC, scapulo-coracoïde.
- SCLT, supracleithrum.

la fois par le *cleithrum* et par le *supracleithrum*. Cet élément, généralement désigné sous le nom de *postcleithrum*, n'est que le plus dorsal d'une série d'écaillés plus ou moins modifiées, disposées le long du bord caudal du *cleithrum*.

La ceinture dermique des Actinoptérygiens comporte toujours un *cleithrum*, et généralement un *supracleithrum* et un posttemporal. L'un ou l'autre de ces deux derniers éléments, ou les deux, manquent parfois chez certains Téléostéens

(SIEBENROCK, 1901). Par contre, la clavicule typiquement développée existe seulement sur les formes primitives palaeoniscoides et les Acipenséridés (GOODRICH, 1930, p. 166). Dans le groupe comprenant les Holostéens et certaines formes affines moins évoluées, on observe une réduction de la clavicule au cours du développement phylétique, allant jusqu'à la disparition complète (JARVIK, 1944, p. 28). La clavicule de *Saurichthys* était probablement fusionnée au *cleithrum* (STENSIÖ, 1925, p. 121). Sur un exemplaire de *Bobasatrania*, STENSIÖ (1932, p. 148) a trouvé une petite plaque osseuse, située un peu en avant de l'extrémité ventrale du *cleithrum*, mais non reliée à ce dernier, et qui est peut-être une clavicule très réduite. Chez *Lepisosteus osseus* et *L. platystomus*, STENSIÖ (1921, p. 264, note 2) et JARVIK (1944, p. 5) ont signalé un ou plusieurs petits osselets, libres dans l'épaisseur de la peau, et qui représentent sans doute une clavicule. Par contre, cet élément de la ceinture dermique est toujours absent chez les Perléidés, les Ospiidés et les Pholidopleuridés, au moins comme ossification indépendante. *Amia* et les Téléostéens n'en présentent jamais traces.

Le *postcleithrum* (ou *postcleithrum* supérieur), tel qu'il a été décrit plus haut chez *Polypterus*, et tel qu'on le trouve chez *Amia*, *Acipenser* et beaucoup d'Actinoptérygiens primitifs, serait l'homologue d'un os occupant la même position dans la ceinture dermique des Crossoptérygiens, et nommé *anocleithrum* par JARVIK. Il semble bien, en effet, que la ceinture dermique des Actinoptérygiens primitifs et celle des Crossoptérygiens aient été constituées exactement de la même façon. L'*anocleithrum* aurait subi une réduction au cours du développement phylétique et aurait disparu chez *Lepisosteus* et la plupart des Téléostéens. Le *postcleithrum* (*postcleithrum* inférieur) et les os dermiques qui se trouvent derrière ou entre les parties ventrales des *cleithrum* de certains Téléostéens sont probablement des formations secondaires (JARVIK, 1944, p. 28).

Les Polyptéridés possèdent enfin un ligament scapulo-cranien déjà bien développé au stade de 46 mm. Ventralement, ce ligament prend naissance dans le tissu conjonctif dense qui réunit l'extrémité latéro-postérieure du parasphénoïde à l'occipital. Dorsalement, il s'insère sur une apophyse interne du *supracleithrum*. Ce ligament, situé entre les masses musculaires, passe juste en arrière du premier nerf occipital et médianement à celui-ci. ALLIS (1897, p. 708) a décrit chez *Amia* deux ligaments rattachés à la surface latérale du basioccipital, immédiatement au-dessus du parasphénoïde, l'un sur l'extrémité caudale de l'os (*loc_p*), l'autre juste en avant (*loc_a*). Le ligament postérieur est le plus fort des deux. Il est situé dans le premier septa intermusculaire préspinal et s'insère dans le tissu conjonctif dense situé entre l'extrémité postérieure du *supracleithrum* et l'extrémité supérieure du *cleithrum*. Le ligament antérieur, situé dans le deuxième septa intermusculaire préspinal, s'insère sur la surface interne du *supracleithrum*. Il est probable que l'un de ces deux ligaments est l'homologue de l'unique ligament scapulo-cranien des Polyptéridés.

III. Nageoire pectorale (Omoptérygie)

Extérieurement, la nageoire pectorale des Polyptéridés présente un lobe basal bien développé, recouvert de petites écailles et bordé par une frange de lépidotriches nombreux, ramifiés distalement et articulés à partir de leur base. Cette nageoire d'orientation générale verticale est appliquée le long du corps. La frange de lépidotriches, très mobile, est animée, lorsque l'animal est au repos, d'un mouvement comparable à celui d'une membrane ondulante. L'endosquelette comprend deux groupes d'éléments radiaux. Le premier est constitué par le marginal ventral et le marginal dorsal, entourant une plaque médiane triangulaire (respectivement *metapterygium*, *propterygium* et *mesopterygium* des anciens auteurs). Le second par une série de pièces actinales disposées le long du bord distal de la plaque médiane (Fig. 39).

Ces divers éléments ne sont jamais entièrement ossifiés, même chez l'adulte. Les extrémités épiphysaires des marginaux notamment restent cartilagineuses. Celles qui s'articulent sur la ceinture primaire sont accolées l'une à l'autre et parfois soudées, en particulier chez *Calamoichthys* où elles constituent le *processus styloides* (KLAATSCH, 1896). Les extrémités opposées sont prolongées chacune par un petit élément cartilagineux, l'épimarginal. En outre, le marginal dorsal présente souvent sur son bord externe un nodule cartilagineux supplémentaire, le promarginal, qui ne s'ossifie pas, mais se soude plus ou moins au marginal à l'état adulte. La plaque médiane reste cartilagineuse dans sa plus grande partie. L'ossification qui s'y développe tardivement vers le centre ne s'étend jamais jusqu'à la périphérie. Cette plaque est percée de plusieurs orifices pour des vaisseaux sanguins, mais aucun rameau nerveux ne la traverse. Le bord dorsal est plus court que le bord ventral, et il en est de même des marginaux correspondants. Cette différence de longueur est très accusée chez les jeunes et décroît avec l'âge ; à l'état adulte, les longueurs des marginaux sont entre elles dans le rapport 100/150 pour le genre *Polypterus* et 100/135 pour le genre *Calamoichthys* (KLAATSCH, 1896).

Les pièces actinales forment une série de 13 à 15 éléments chez *Calamoichthys*, 15 à 20 chez *Polypterus*. Le nombre exact varie suivant les individus et d'un côté à l'autre d'un même individu. On observe aussi fréquemment des actinaux fourchus à leur extrémité distale et qui résultent peut-être de la fusion partielle de deux éléments contigus (BAMFORD, 1913). Comme les marginaux, les actinaux sont ossifiés dans leur partie médiane, les épiphyses restant cartilagineuses. A chacun d'eux correspond un petit nodule cartilagineux distal et indépendant, ou épactinal. Un squelette interne ainsi constitué se rencontre seulement chez les Polyptéridés. Le nom de brachiptérygie a été proposé pour cette omoptérygie particulière. Elle diffère à la fois de l'archiptérygie bisériée des Crossoptérygiens, constituée par un axe articulé supportant une double rangée de radiaux, et de l'ichthyoptérygie monosériée dont la base, insérée dans la paroi du corps, porte une seule rangée de radiaux. Il est hors de doute que la brachiptérygie est un organe spécialisé, résultant d'une longue évolution orthogénétique, et dérivant d'une nageoire à structure plus simple. La Paléontologie n'ayant apporté aucune donnée précise sur l'organisation des ancêtres réels des Polyptéridés actuels, seules l'Anatomie et l'Embryologie comparées peuvent fournir des indications sur l'origine probable et l'évolution de la nageoire pectorale.

Certains auteurs, parmi lesquels GEGENBAUR (1895) et KLAATSCH (1896), ont soutenu l'hypothèse que la brachiptérygie dérivait d'une archiptérygie. L'axe portant la double série de radiaux se serait raccourci et finalement réduit à son segment proximal. Ce dernier par compensation se serait développé, élargi et transformé en la plaque médiane de la nageoire pectorale de *Polypterus*. Les radiaux, par contre, ayant conservé leur indépendance, se seraient disposés en une seule rangée sur le bord distal de la plaque médiane et seraient devenus les actinaux. Toutefois, les deux radiaux situés à la base de l'axe se seraient accolés le long des bords latéraux de la plaque médiane et seraient devenus les marginaux. Selon cette théorie, la plaque médiane des Polyptéridés s'articulait primitivement sur la ceinture primaire. Elle aurait été repoussée secondairement en direction distale, par suite du rapprochement de la base des deux marginaux. D'après KLAATSCH, le *ligamentum zonomesopterygiale*, qui relie la plaque médiane à la partie articulaire de la ceinture primaire, représenterait le pédoncule de la plaque médiane qui était primitivement articulé sur le scapulo-coracoïde. KLAATSCH soutenait, en outre, que le *cheiropterygium* des Vertébrés Tétrapodes dérive de la brachiptérygie des Polyptéridés. En somme, celle-ci n'aurait été qu'un stade intermédiaire entre la nageoire des Dipneustes et la patte des Amphibiens, ce qui, du point de vue phylétique, ne peut être admis. Les théories précédentes ont perdu une grande partie de leur intérêt du fait que nous sommes sûrs maintenant que les Polyptéridés ne sont pas des descendants attardés des Crossoptérygiens du Primaire, et qu'ils ne sont nullement apparentés aux Dipneustes et aux Amphibiens de la même époque.

Se basant sur une certaine ressemblance entre la nageoire embryonnaire de *Polypterus* au stade de 30 mm. et la nageoire de *Chlamydoselachus* ou d'*Heptanchus*, BUDGETT (1902) proposait une autre théorie : la brachiptérygie proviendrait d'une nageoire du même type que celle des Elasmobranches par le raccourcissement du bord métaptérygien et la fusion des bases des radiaux pour former la large plaque médiane. Par suite, cette dernière méritait le nom de *mesopterygium*; le marginal dorsal (antérieur), celui de *propterygium*, et le marginal ventral (postérieur), celui de *metapterygium*. Mais les affinités entre Polyptéridés et Elasmobranches sont beaucoup moins évidentes que ne le pensait BUDGETT ; elles se réduisent soit à des caractères de convergence purement superficiels, soit à des caractères communs à tous les Vertébrés inférieurs gnathostomes, que nous ne discuterons pas ici.

Ces diverses théories, il faut le reconnaître, n'ont jamais été étayées d'arguments morphologiques convaincants, et encore moins de données paléontologiques, de sorte que les dérivations phylétiques qu'elles impliquent sont entièrement spéculatives. Dans l'impossibilité où l'on se trouve de rattacher directement les Polyptéridés, soit aux Crossoptérygiens, soit aux Elasmobranches, les vues de KLAATSCH et de BUDGETT sur l'origine de la brachiptérygie doivent être tenues pour de simples hypothèses, ayant joué historiquement un rôle qu'il n'y a pas lieu d'amoindrir, mais actuellement dépassées.

Une autre théorie, exposée pour la première fois, au moins avec quelque détail, par WHITE (1939), fait dériver la brachiptérygie d'une ichthyoptérygie primitive, par raccourcissement extrême de la base, sans réduction concomitante du nombre des radiaux. Ceux-ci auraient pris une disposition en éventail et auraient été expulsés, pour ainsi dire, à la périphérie de la nageoire. Avant de signaler quelques-uns des arguments qui appuient cette théorie, il convient de rappeler sommairement les caractéristiques essentielles de l'ichthyoptérygie. Passant en revue les endosquelettes des nageoires pectorales des divers groupes d'Actinoptérygiens modernes ou fossiles, WHITE a montré que l'on pouvait, sans difficulté, les faire tous dériver d'un type primitif unique. Ce dernier aurait été constitué par une série de radiaux, en nombre variable, égaux ou décroissants en taille, mais parallèles entre eux, c'est-à-dire insérés les uns à côté des autres. La base de la nageoire aurait donc été à l'origine très allongée. De ce type dérivent plus ou moins directement les nageoires pectorales de *Cheirolepis* (WHITE, 1939, p. 55, fig. 10), *Tarrasius* (MOY-THOMAS, 1934, p. 372, fig. 4), *Cornuboniscus* (WHITE, 1939, p. 48-49, fig. 4), *Glaucopis* (NIELSEN, 1942, p. 234, fig. 51), *Lepisosteus* et des Téléostéens (GOODRICH, 1930).

Chez d'autres formes comme *Amblypterus* (WHITE, 1939, p. 55, fig. 11), *Boreosomus* (NIELSEN, 1942, p. 362, fig. 74), *Acipenser* et *Amia* (GOODRICH, 1930), l'endosquelette des nageoires pectorales est caractérisé par la présence d'un « faux axe métaptérygien ». Cette disposition dérive de la précédente par un raccourcissement de la base de la nageoire. Les rayons postérieurs qui s'articulent encore sur la ceinture primaire sont réduits en nombre, soit par disparition, soit par fusionnement de plusieurs éléments, tandis que les rayons antérieurs s'articulent sur une pièce osseuse occupant la position du *metapterygium* des Elasmobranches. Ce « faux axe métaptérygien », d'origine secondaire, est de même nature que les radiaux, comme le montre l'étude embryologique du développement de la nageoire d'*Amia* (HERONYMUS, 1911). La première ébauche apparaît sous forme d'une plaque procartilagineuse continue, nettement rétrécie à la base, cette dernière formant une sorte de pédoncule. Des fentes en boutonnière, de direction radiaire, apparaissent ensuite dans la partie élargie. Elles délimitent les ébauches des futurs radiaux. Le « faux axe métaptérygien » se développe aux dépens du bord antérieur. Le reste de la plaque se fragmente en radiaux, et le bord distal, qui reste plus longtemps indivis, se fragmente finalement en une série de petits nodules cartilagineux entre les radiaux et les rayons dermiques (Fig. 45). De tels éléments distaux cartilagineux sont homologues des épactinaux des Polyptéridés. En général, il en existe aussi chez les Téléostéens, et souvent en nombre plus

élevé que les radiaux. Cette dernière particularité est peut-être liée à la réduction du nombre des radiaux qui est supposée s'être produite au cours de la phylogénèse.

Chez *Glaucolepis* et *Boreosomus*, les éléments distaux étaient bien ossifiés mais plus courts que les radiaux correspondants (NIELSEN, 1942, p. 235, fig. 41 et p. 304, fig. 74). Sur *Acrorhabdus bertili* et *Pygopterus nielsenii*, ALDINGER aurait décelé des traces de leur présence (1937, p. 166 et 286), tandis que les radiaux

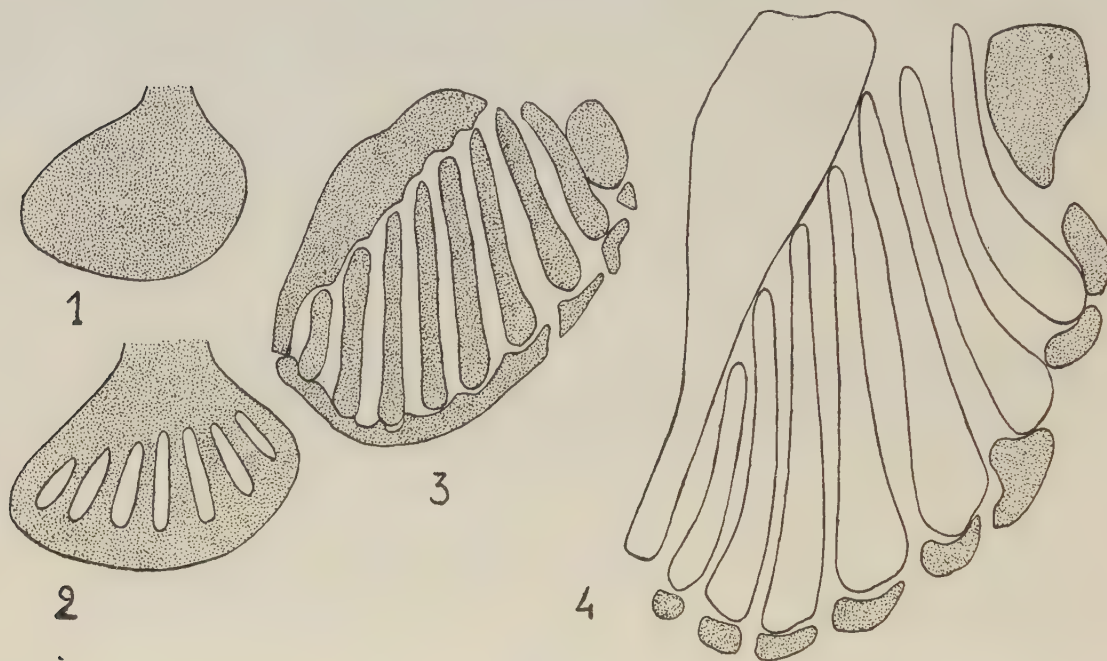


FIG. 45. — *Amia calva*. Développement de la nageoire pectorale (d'après HERONYMUS, 1911). Les parties cartilagineuses sont pointillées.

1. Stade de 8 mm.
2. Stade de 11 mm.
3. Stade de 50 mm.
4. Adulte.

de *Cornuboniscus* sont séparés des rayons dermiques par un petit espace qui suggère l'existence de nodules cartilagineux (WHITE, 1939).

Les premières phases du développement de la nageoire pectorale des Polyptéridés ne sont pas connues. D'après *P. senegalus* au stade de 30 mm., BUDGETT (1902) a décrit un état embryonnaire assez différent de l'adulte. Les marginaux sont déjà formés, mais comparé au ventral, le dorsal est beaucoup plus court qu'il ne sera par la suite. La plaque médiane n'est pas individualisée et le cartilage situé entre les marginaux présente le même aspect que la nageoire d'*Amia* au stade des fentes en boutonnière (Fig. 47). Toutefois, le cartilage est déjà isolé de la ceinture primaire par les extrémités basilaires des marginaux. Nous pouvons en conclure que les actinaux osseux et les épactinaux cartilagineux des Polyptéridés sont homologues des radiaux et des nodules cartilagineux distaux qui existent chez *Amia*. La plaque médiane n'est que la base des rayons restée indivise. Le marginal ventral correspond au « faux axe métaptérygien » et le marginal dorsal avec le promarginal aux rayons 1 et 2 d'*Amia*, qui sont

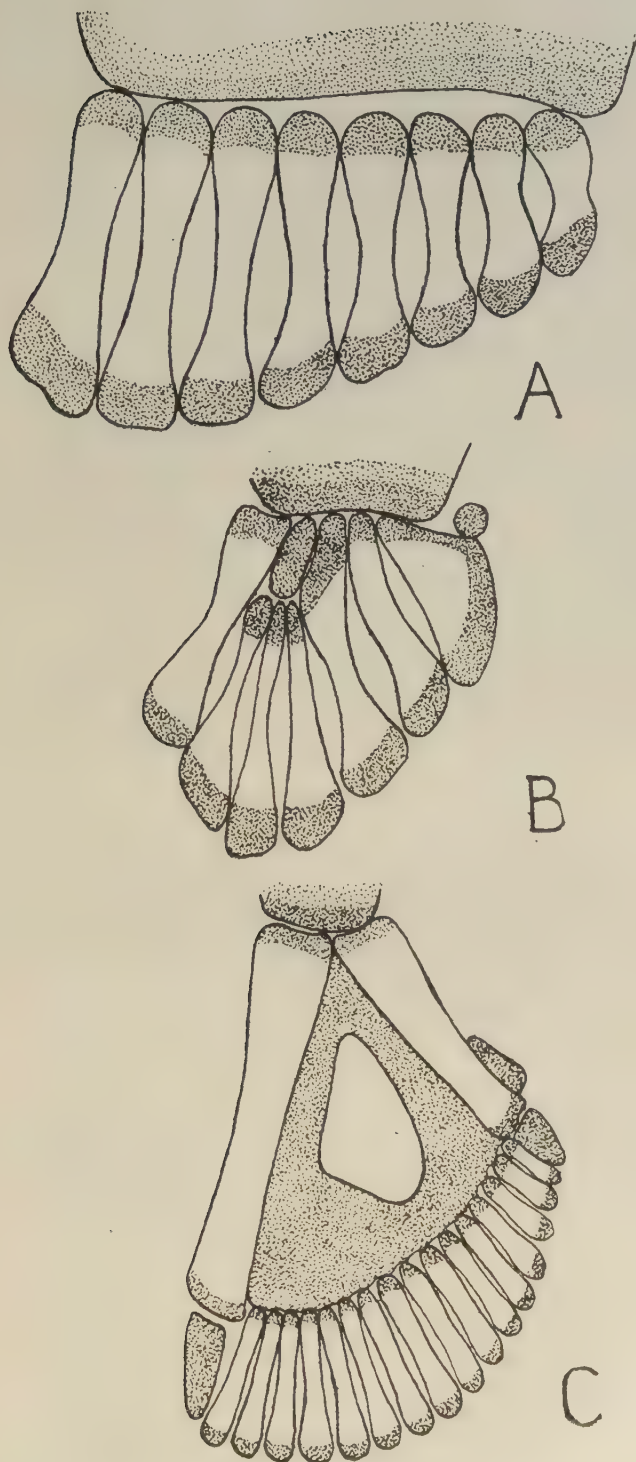


FIG. 46. — Endosquelette de la nageoire pectorale.

A. *Anguilla vulgaris* (d'après GOODRICH, 1930). *Ichthyopterygium* de type primitif.

B. *Gymnotus electricus* (d'après SAGEMEHL, 1885). Formation d'une petite plaque médiane et rétrécissement de la base.

C. *Polypterus*. *Brachypterygium* avec une plaque médiane de grande taille, ossifiée au centre.

Les parties cartilagineuses sont pointillées.

soudés l'un à l'autre d'après les figures d'HERONYMUS. Cependant, l'individualisation précoce des marginaux constitue une particularité propre aux seuls Polyptéridés, de même que le rapprochement des bases de ces deux éléments. Ce dernier caractère est évidemment lié à la réduction de la face glénoïde de la ceinture primaire dont il a été parlé plus haut.

Des considérations précédentes, il résulte que la brachiptérygie peut, avec vraisemblance, être considérée comme dérivée de l'ichthyoptérygie par un rétrécissement extrême de la base de la nageoire, un allongement très prononcé du squelette interne et la persistance de radiaux nombreux. WHITE était arrivé

à la même conclusion en se basant sur la ressemblance purement superficielle entre la nageoire pectorale de *Polypterus* et celle de *Cornuboniscus*. Le squelette interne de cette dernière, autant que l'état de conservation des exemplaires fossiles actuellement connus permet de l'étudier, était formé de radiaux parallèles longs et minces. On ne connaît donc, en fait, aucune forme fossile montrant un début de transformation de l'ichthyoptérygie en brachiptérygie. Néanmoins, une indication sur la façon dont une telle évolution a pu se produire nous est fournie par le téléostéen *Gymnotus electricus*. Les radiaux, au nombre de 8, sont groupés autour d'une petite plaque cartilagineuse centrale. Cinq radiaux seulement convergent vers celle-ci. Les trois autres, tout en s'orientant comme les précédents, ne l'atteignent pas et s'articulent directement sur la ceinture primaire (SAGEMEHL, 1885). Il est probable que la plaque centrale est une néoformation due à un rétrécissement de la base de la nageoire. Les radiaux 4 et 8 se seraient rapprochés l'un de l'autre par leur base ; les radiaux 5, 6 et 7 auraient été repoussés vers l'extérieur. La petite plaque centrale de *Gymnotus* doit, à mon

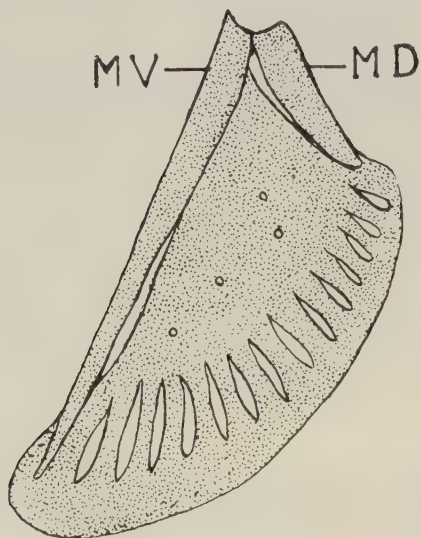


FIG. 47. — *Polypterus senegalus* 30 mm. Nageoire pectorale (d'après KERR, 1907).

MD, marginal dorsal.
MV, marginal ventral.

sens, être considérée (Fig. 46) morphologiquement comme l'analogue de la plaque médiane de *Polypterus*.

L'allongement de l'endosquelette de la nageoire des Polyptéridés explique suffisamment l'existence d'un lobe basilaire écailleux. Un lobe similaire existe également chez *Glaucolepis* (NIELSEN, 1942, p. 238), *Cheirolepis* (WATSON, 1925, p. 824) et *Cornuboniscus* (WHITE, 1939, p. 48). Il s'agit d'ailleurs là seulement d'un caractère externe de convergence.

IV. Ceinture et nageoire pelviennes (Ischioptérygie)

La ceinture pelvienne des Polyptéridés est formée de deux os allongés, dilatés en palette à leur extrémité distale, et dont les épiphyses restent généralement cartilagineuses. Médialement, ces deux os pelviens sont réunis l'un à l'autre par une pièce cartilagineuse de petite taille. D'après WIEDERSHEIM (1892), cette dernière serait d'origine paire et présenterait souvent des traces de suture médiane

(dans 7 cas sur 11). En fait, le cartilage médian est souvent fragmenté en deux ou trois pièces, mais les lignes de fracture ne présentent aucune symétrie et varient considérablement suivant les individus. BUDGETT (1902) a figuré la nageoire pelvienne d'un *P. senegalus* de 30 mm. A ce stade, il n'existe aucun cartilage dans la région symphysaire, et les ébauches des radiaux ne sont pas encore séparées de la plaque pelvienne non ossifiée (Fig. 48). Je n'ai pas trouvé, sur l'os pelvien, de canal pour un nerf diazonal. Il faut donc conclure qu'un tel canal, qui existe chez *Acipenser* et *Birgeria* et à la position duquel ALDINGER



FIG. 48. — Ceinture et nageoire pelviennes.

A gauche : *Polypterus senegalus* 30 mm. (d'après BUDGETT, 1902).

A droite : *Polypterus endlicheri endlicheri* adulte.

Parties cartilagineuses pointillées.

(1937, p. 173, fig. 46) attachait une assez grande importance, fait défaut chez les Polyptéridés.

Les radiaux soutenant les lépidotriches sont au nombre de quatre. Ce sont des baguettes allongées, ossifiées, sauf aux épiphyses à l'état adulte. Parfois, on observe quelques petits éléments distaux cartilagineux. Dans le genre *Calamoichthys*, la ceinture et la nageoire pelviennes ont complètement disparu, probablement par suite de l'allongement du corps. Une telle disparition est fréquente chez les Poissons anguilliformes, comme *Tarrasius* (MOY-THOMAS, 1934, p. 373).

La nageoire pelvienne des formes fossiles possède un squelette interne plus complexe. Primitivement, la ceinture est formée d'une plaque pelvienne paire osseuse. Cette plaque est prolongée rostralement par une apophyse antéromédiane, et caudalement par une série d'ossifications indépendantes, dites éléments métaptérygiens. *Pygopterus nielsenii* (ALDINGER, 1937, p. 166-174, fig. 45) présente cette structure primitive qui se retrouve, à peine modifiée, chez les Acipenséridés modernes. Dans le cas de ces derniers, l'ensemble reste entièrement cartilagineux. *Saurichthys ornatus* possède une nageoire pelvienne du

même type, mais le plus antérieur seul des éléments métaptérygiens était ossifié, les autres restant cartilagineux (STENSIÖ, 1925, p. 192-199, fig. 68). De même, la plaque pelvienne osseuse de *Glaucolepis arctica*, relativement courte, était probablement prolongée par une partie cartilagineuse et des éléments métaptérygiens cartilagineux. Celles de *Gl. gunnari* et *Gl. aldingeri* sont plus allongées, mais des sillons transversaux montrent qu'elles résultent de la fusion de plusieurs éléments métaptérygiens. Un élément indépendant et ossifié se trouve même derrière la plaque pelvienne de *Gl. gunnari* (NIELSEN, 1942, p. 238-243, fig. 55). Il est possible que le caractère osseux ou cartilagineux et l'indépendance des éléments métaptérygiens ou leur fusionnement à la plaque pelvienne aient été, dans une certaine mesure, variables avec l'âge des individus. *Boreosomus*, à en juger d'après la disposition des radiaux, ne présentait aucun élément métaptérygien, ni osseux ni cartilagineux. A ce type secondaire, réduit à une plaque pelvienne supportant des radiaux, se rattache le squelette de la nageoire des Polyptéridés.

Chez *Pygopterus*, il n'y a aucune trace de symphyse entre les deux apophyses antéro-médianes dont les pointes sont dirigées vers l'avant. Mais, dans les genres *Birgeria* et *Saurichthys*, ces pointes cartilagineuses sont dirigées l'une vers l'autre et étaient probablement réunies par une symphyse. Les radiaux sont nombreux dans le cas des formes primitives. Ils sont disposés le long du bord latéral de la plaque pelvienne et de la série des éléments métaptérygiens (*Pygopterus*). De petits éléments distaux ossifiés existent parfois (*Birgeria*, *Saurichthys*), mais n'ont été signalés ni chez *Pygopterus*, ni chez *Glaucolepis*. Chez *Boreosomus*, ils sont individualisés à l'extrémité des six radiaux postérieurs et probablement fusionnés aux deux radiaux antérieurs (NIELSEN, 1942, p. 367).

NAGEOIRES IMPAIRES (Périssoptérygies)

Les nageoires impaires des Actinoptérygiens comprennent la dorsale, l'anale et la caudale. Ces nageoires sont formées par un repli cutané soutenu par des lépidotriches (rayons dermiques ou rayons externes) pairs, de même nature que les écailles. Le squelette interne est constitué de ptérygiophores (rayons internes) disposés en trois séries superposées. Les plus internes, c'est-à-dire les plus proches du squelette axial, sont les axonostes (segments proximaux), puis viennent les baséostes (segments médians), et enfin à la périphérie de petits éléments typiquement ossifiés, mais parfois cartilagineux, pour lesquels je propose le nom d'épibaséostes (segments distaux).

I. Nageoire dorsale (Notoptérygie)

L'endosquelette de la nageoire dorsale des Polyptéridés est constitué par une série de rayons osseux, élargis et aplatis à leur extrémité distale qui soutient les lépidotriches. Ces rayons ne se trouvent pas dans le prolongement des supraneuraux, mais intercalés entre ceux-ci dans la région caudale et situés au-dessus, inclinés très obliquement, dans la région abdominale. Leur nombre est inférieur à celui des métamères, deux rayons successifs étant séparés par un, deux ou trois supraneuraux.

Les trois segments, axonostes, baséostes et épibaséostes, ont été décrits dans les ptérygiophores de *Glaucolepis* et *Boreosomus* (NIELSEN, 1942, p. 244 et 368). Chez *Pygopterus*, il existe entre l'extrémité supérieure du baséoste et la base des lépidotriches, un espace libre qui devait être occupé par un segment distal cartilagineux de petite taille (ALDINGER, 1937, p. 175). La trisegmentation des rayons endosquelettiques semble être un caractère général des Palæoniscoïdes primitifs. Mais la petitesse ou la non ossification de l'épibaséoste ne permettent pas de retrouver ce dernier chez bon nombre de fossiles dont la conservation est imparfaite. Dans certaines lignées, cependant, on observe la disparition de l'un des deux autres segments, notamment dans la partie postérieure de la nageoire dorsale. Chez *Birgeria*, ce sont les axonostes qui disparaissent dans la moitié postérieure (STENSIÖ, 1932, p. 291), tandis que chez *Antralosomus*, ce sont les baséostes (*Id.*, p. 177). Enfin, *Coccolepis*, les Parasémionotidés et les Perléidés (PIVETEAU, 1934 b) ont des rayons endosquelettiques ossifiés d'une seule pièce comme ceux des Polyptéridés.

Aux nageoires impaires des Actinoptérygiens les plus primitifs, le nombre des rayons osseux externes est plus élevé que celui des rayons internes. Par contre, il y a égalité pour la nageoire dorsale des Polyptéridés. Cette dernière condition se rencontre également chez les Parasémionotidés, les Perléidés et toutes les formes plus évoluées. « Elle correspond à une spécialisation de la musculature, analogue à celle d'*Amia* et des Téléostéens, spécialisation qui établit une liaison très étroite entre la musculature du corps et le squelette des nageoires. Si ce caractère a une haute valeur morphologique, il ne présente pas l'importance taxonomique qu'on lui attribue souvent. Une semblable disposition se ren-

contre en effet chez quelques genres appartenant à des groupes très différents, *Coccolepis*, *Platysomus*, etc... » (PIVETEAU, 1934 b, p. 49).

La nageoire dorsale des Polyptéridés adultes comprend deux régions. Postérieurement, la dorsale, continue avec la caudale, est soutenue par des lépidotriches typiques, articulés et ramifiés. Antérieurement, elle est formée d'une suite

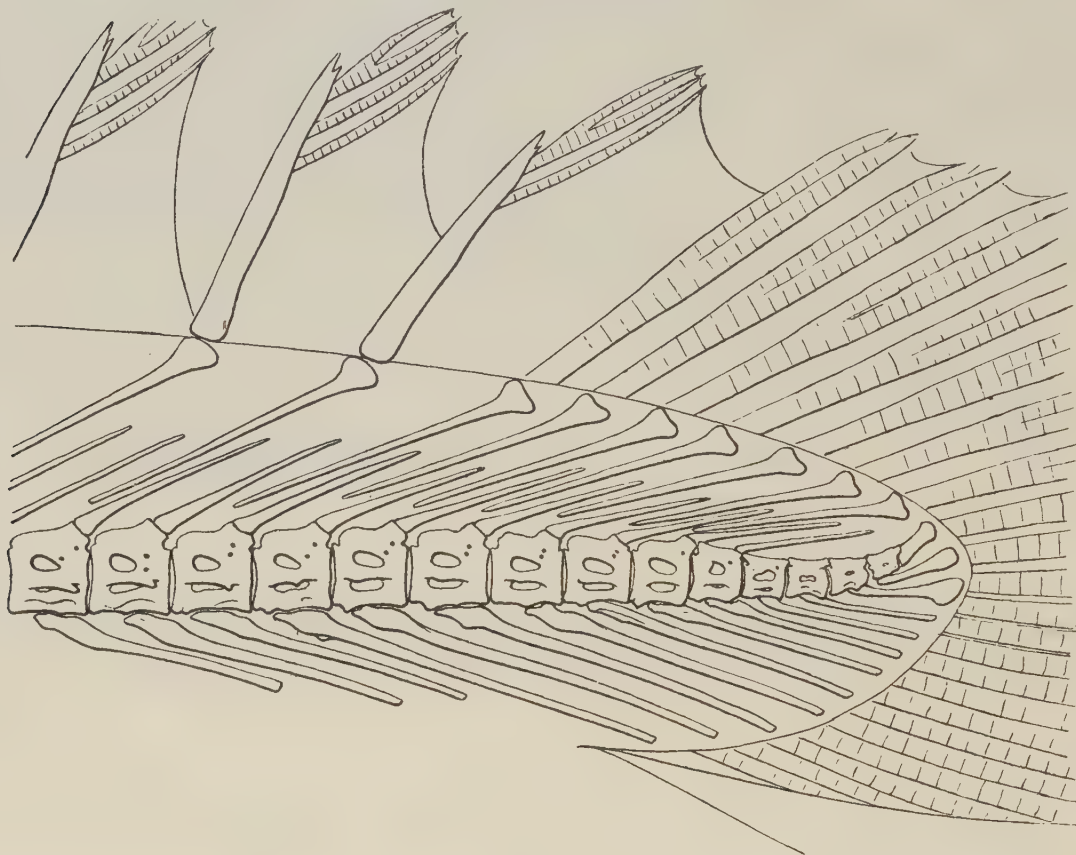


FIG. 49. — *Polypterus endlicheri endlicheri*. Dissection de la région caudale.

de pinnules. Chacune de ces pinnules se compose d'une épine osseuse, aplatie, bifide, et qui soutient en arrière un nombre variable de petits rayons articulés, réunis par une membrane attachée à la ligne médiane du dos (Fig. 49). Dans le genre *Calamoichthys*, les épines très espacées ne portent qu'un seul rayon articulé.

Le nombre des pinnules varie selon les espèces. C'est là un caractère important pour la systématique.

<i>P. palmas</i>	V-VII
<i>P. retropinnis retropinnis</i>	VI-IX
<i>P. retropinnis lowei</i>	VII-IX
<i>Calamoichthys calabaricus</i>	VII-XII
<i>P. senegalus</i>	VIII-XI
<i>P. weeksi</i>	IX-XI
<i>P. ornatipinnis</i>	IX-XI
<i>P. delhezi</i>	IX-XII

<i>P. endlicheri endlicheri</i>	XI-XIV
<i>P. bichir katangæ</i>	XII-XIV
<i>P. endlicheri congicus</i>	XII-XV
<i>P. bichir lapradei</i>	XIII-XV
<i>P. ansorgei</i>	XIII-XV
<i>P. bichir bichir</i>	XIV-XVIII

La nageoire dorsale des jeunes Polyptéridés est continue et présente la même structure dans sa région antérieure et au voisinage de la caudale (BUDGETT, 1902, *P. senegalus*, 30 mm.). La formation des pinnules a été décrite par SEWERTZOV sur *P. delhezi* (1924, 1932, p. 401-409). Elle s'effectue tardivement de l'avant vers

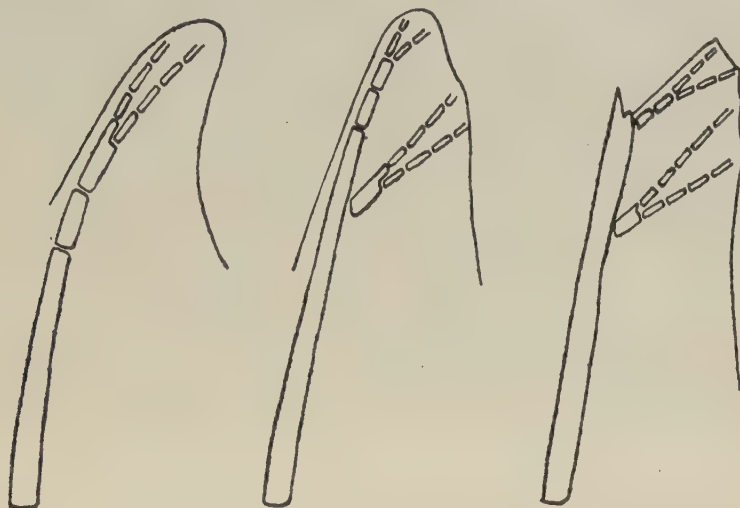


FIG. 50. — Formation des pinnules de Polyptères (schématisé).

l'arrière. On peut dire que la région postérieure de la dorsale garde chez l'adulte des caractères juvéniles.

L'épine bifide d'une pinnule résulte de la croissance en longueur et de l'ossification massive de l'article basilaire des lépidotriches embryonnaires. Les articles distaux, qui restent courts et grêles et se ramifient, soutiennent la membrane qu'une échancrure sépare de l'épine immédiatement postérieure. D'abord situés dans le prolongement du premier article, ils sont rattachés en définitive au bord caudal de l'épine (Fig. 50). Les épines des pinnules des Polyptéridés sont donc les homologues de lépidotriches, et comme ces derniers d'origine paire. BOULENGER (1901, p. 15) cite à ce sujet une anomalie qui se rencontre parfois : « La dernière épine est asymétrique, et représentant d'un côté la pinnule, et de l'autre le rayon mou articulé, semblable à ceux qui suivent et qui passent graduellement dans ceux de la nageoire caudale. »

Les épines des Polyptéridés sont de nature différente de celles décrites par exemple chez *Bobasatrania* (STENSIÖ, 1932, p. 162) en avant de la dorsale, et qui ne sont que des *fulcra* spécialisés. Certains Palaeoniscoides possèdent en effet souvent de grandes écailles impaires ou *fulcra*, en avant des nageoires impaires. Ce caractère primitif disparaît chez les formes évoluées. Les épines de Polyptères ont une section semi-circulaire, et leur face antérieure convexe présente une superposition de petites lamelles de ganoïne. Les premières déposées, c'est-à-dire les plus internes, sont repliées en crochet vers l'intérieur, et de plus entièrement entourées de substance osseuse. D'après SEWERTZOV (1932, p. 400), ceci consti-

tuerait une différence notable par rapport aux écailles, dont la ganoïne est toujours superficielle. Mais ALDINGER (1937) a retrouvé des dispositions analogues dans les écailles de certains Palæoniscoïdes. Il s'agit évidemment d'une périodicité dans les processus de développement, la substance osseuse et la ganoïne se déposant alternativement sur la face externe. Les causes et la signification de cette périodicité ne sont pas connues. Quant au repliement des lamelles de ganoïne, il ne dépend que de la forme du substrat sur lequel elles se déposent. Les lépidotriches des Polyptéridés présentent donc une couche de ganoïne typique. Par contre, cette substance n'a pas été retrouvée sur les lépidotriches de *Bobasatrania* (STENSIÖ, 1932, p. 154) dont les écailles sont cependant du type palæoniscoïde.

Cette formation d'épines et de pinnules à la nageoire dorsale, à laquelle les Polyptéridés doivent leur nom, si particulière soit-elle, ne diffère pas essentiellement des phénomènes que l'on observe dans plusieurs familles de Téléostéens, qui présentent une dorsale épineuse, parfois réduite à des épines isolées, suivie d'une dorsale molle. Dans le genre *Tilapia*, BOULENGER (1901, p. 16) a signalé « que les épines de la dorsale peuvent supporter de petits rayons minces, plus ou moins visibles dans la région supérieure de la membrane que soutiennent ces épines ». Il y a convergence parfaite avec les pinnules de Polyptères.

L'allongement de la dorsale ne constitue pas non plus un caractère bien significatif au point de vue phylogénétique. Il s'observe en effet dans de nombreuses lignées indépendantes de Poissons : *Tarrasius* (MOY-THOMAS, 1934, p. 371-372, fig. 1), *Scanilepis* (ALDINGER, 1937), *Holurus*, *Styracopterus* (TRAQUAIR, 1912, p. 168-170, fig. 10), *Bobasatrania* (STENSIÖ, 1932, p. 149, fig. 48), *Dorypterus* (GILL, 1925, fig. 1-5), *Amia calva* (GOODRICH, 1930, fig. 35) et nombreux Téléostéens. Cependant, chez ces formes, l'allongement est corrélatif d'un accroissement du nombre des rayons endosquelettiques, toujours égal ou supérieur à celui des métamères de la région correspondante. Au contraire, dans le cas des Polyptéridés, un rayon interne de la dorsale correspond à deux ou trois métamères. Il n'est pas impossible qu'une telle disposition dérive d'une nageoire à base relativement courte, dont les rayons internes se seraient desserrés vers la caudale sans se multiplier. Il en serait résulté la fragmentation en pinnules et la continuité avec la caudale. Ce dernier phénomène s'observe fréquemment chez les formes allongées et anguilliformes (*Tarrasius*, nombreux Téléostéens, etc...).

II. Nageoire anale (Proctoptérygie)

L'endosquelette de la nageoire anale des Polyptéridés se compose de six rayons osseux. Le premier rayon ne comprend qu'un seul segment, le baséoste. Les cinq suivants sont divisés en baséoste et axonoste (Fig. 51). L'extrémité distale des baséostes est renflée, et sur les individus âgés les trois premiers sont généralement soudés en une seule plaque osseuse percée de deux ouvertures (Fig. 52). Les lépidotriches sont toujours plus nombreux que les rayons internes. Chez *Calamoichthys calabaricus*, dont le squelette est moins ossifié que celui des *Polypterus*, les rayons internes restent cartilagineux à leurs extrémités et ne se soudent pas entre eux.

L'existence de baséostes et d'axonostes d'une part, le nombre des lépidotriches supérieur à celui des rayons internes d'autre part, constituent deux caractères permettant d'affirmer que la structure de la nageoire anale des Polyptéridés est plus primitive que celle de la dorsale.

Parmi les Actinoptérygiens fossiles, on ne connaît aucune forme possédant des rayons internes trisegmentés à l'anale. Chez les genres *Elpisopholis* (WOODWARD, 1908, p. 20 ; STENSIÖ, 1921, p. 248 ; ALDINGER, 1937, p. 178), *Hyllin-gea* (?) (ALDINGER, 1937, p. 340), *Bobasatrania* (STENSIÖ, 1932, p. 154) et *Dorypte-*

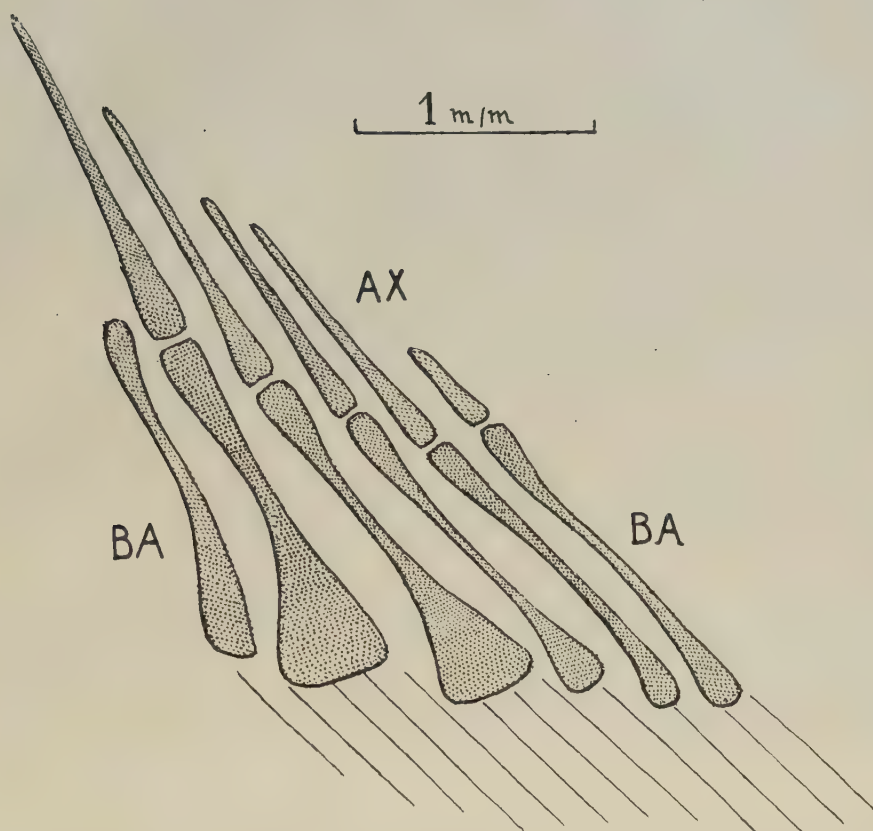


FIG. 51. — *Polypterus senegalus* 93 mm. Endosquelette cartilagineux de la nageoire anale.

AX, axonostes.

BA, baséostes.



FIG. 52. — *Polypterus endlicheri endlicheri* adulte. Baséostes de la nageoire anale. Les trois premiers sont soudés en une seule pièce.

rus (GILL, 1925), axonostes et baséostes sont présents d'un bout à l'autre de la nageoire. Par contre, chez *Tarrasius* (MOY-THOMAS, 1934, p. 372), *Pygopterus* (ALDINGER, 1937, p. 178), *Australosomus* (STENSIÖ, 1932, p. 178), il n'existe qu'un seul segment ossifié. Dans ce cas, il est difficile de décider si cet élément unique doit être considéré comme un axonoste, comme un baséoste, ou comme un axonoste et un baséoste fusionnés. *Birgeria* possède des baséostes indépendants des axonostes seulement dans les rayons postérieurs. Etant donné qu'ils deviennent de plus en plus petits de l'arrière vers l'avant, il est probable qu'ils ont disparu dans les rayons antérieurs : ceux-ci ne seraient constitués que par l'axonoste. Le cas de *Glaucolepis* est d'interprétation moins facile (NIELSEN, 1942, p. 249). Il existe deux séries d'éléments osseux. Les proximaux rappellent beaucoup les rayons de *Pygopterus*. Les distaux, de petite taille, peuvent être soit des épibaséostes, soit des baséostes. Cette dernière interprétation oblige à admettre que les baséostes ont disparu chez les formes à rayons ossifiés d'une seule pièce, ce qui d'ailleurs s'accorde avec l'interprétation signalée plus haut pour le cas de *Birgeria*.

III. Nageoire caudale (Uroptérygie)

Extérieurement, la nageoire caudale des Polyptéridés semble symétrique. Mais la dissection du squelette montre qu'elle est hétérocerque et formée d'un lobe hypochordal très développé. On doit en effet compter comme faisant partie de la dorsale les lépidotriches supportés par le dernier rayon interne. Or les lépidotriches suivants correspondent à l'extrémité de la colonne vertébrale et de la notochorde, qui sont franchement relevées vers le haut, bien que l'extrémité du corps soit tronquée. Les autres lépidotriches correspondent aux extrémités des infrahémax, dont les deux plus postérieurs sont renflés distalement et constituent des ébauches d'hypuraux. Les vertèbres terminales ne sont pas soudées en urostyle. Cette structure correspond à celle d'*Amia calva* (GOODRICH, 1930, p. 35).

La nageoire caudale des Palaeoniscoïdes primitifs est franchement hétérocerque, et seul le lobe hypochordal est bien développé. Ce lobe est le plus souvent profondément échancré et forme deux pointes distinctes. Mais il existe également des formes dont le lobe hypochordal est seulement émarginé (*Acentrophorus*, GILL, 1923) ou droit (*Holurus*, MOY-THOMAS et DYNE, 1938). L'extrémité caudale du corps, recouverte de *fulcra*, s'étend jusqu'à la pointe supérieure de la nageoire caudale. La seule exception est constituée par *Tarrasius* dont la nageoire caudale est apparemment symétrique (TRAQUAIR, 1881 ; MOY-THOMAS, 1934).

Chez les formes plus évoluées, notamment les Catoptéridés (BROUGH, 1936, p. 389), on observe tous les stades de transition conduisant finalement à l'homocercie qui est la règle pour la plupart des Holostéens et les Téléostéens.

ORGANES RESPIRATOIRES

I. Branchies externes

Les filaments branchiaux très longs qui sortent par la fente operculaire de certains embryons de Téléostéens, par exemple *Gymnarchus niloticus* (BUDGETT, 1901), ont parfois été qualifiés de branchies externes. Il est préférable de réserver ce terme pour les organes respiratoires dont la base est extérieure à la cavité branchiale, et tels qu'en possèdent les jeunes Dipneustes (*Protopterus*, *Lepidosiren*) et les larves d'Amphibiens (GOODRICH, 1930, p. 274).

Une véritable branchie externe existe également chez les Polyptéridés, sur le bord postérieur de l'opercule, d'où le nom de branchie operculaire qui lui est quelquefois donné. Cet organe se compose d'un axe charnu, large et épais, allongé horizontalement le long du corps, portant sur son bord dorsal et sur son bord ventral une rangée de barbes plumeuses. D'après KERR (1907, p. 274), la branchie externe apparaît sur l'embryon de Polyptère à un stade très précoce, bien avant que ne s'ouvrent les fentes branchiales. Sa première ébauche est formée par une excroissance sur le côté externe de l'arc hyoïde, composée d'un noyau mésenchymateux recouvert d'ectoderme. Elle est parcourue par une boucle de l'arc aortique embryonnaire hyoïdien. Par tous ces caractères, la branchie externe des Polyptères est exactement comparable à celles des Dipneustes et des Amphibiens.

Cet organe respiratoire externe des Polyptéridés est en réalité juvénile : il disparaît toujours entièrement avant l'âge adulte. Lorsque le jeune poisson atteint une certaine dimension, l'extrémité distale de la branchie se dessèche et tombe, puis le processus de résorption gagne vers la base, de sorte que la longueur de l'organe diminue progressivement. POLL (1942, p. 306) a publié sous forme de tableau le résumé des données qu'il a pu rassembler concernant la régression des branchies operculaires des Polyptères du Congo. Pour une espèce donnée, il existe des variations individuelles assez grandes dans la vitesse de croissance de la branchie et dans l'apparition du début de la régression. En outre, l'asymétrie est fréquente, de sorte que l'une des branchies peut disparaître complètement avant l'autre. Il en résulte que les phénomènes relatifs au développement et à la régression des branchies externes des Polyptères ne peuvent être décrits d'une façon satisfaisante, à moins que des mensurations n'aient été effectuées sur un grand nombre d'individus. A ce point de vue, *P. senegalus* est la seule espèce pour laquelle une documentation suffisante ait été recueillie (SVENSSON, 1933). POLL a toutefois formulé trois remarques d'ordre général : 1) Il existerait un rapport direct entre la longueur totale maxima de la branchie et la taille maxima du corps, caractéristique pour une espèce donnée. 2) La longueur maxima du corps serait en relation directe avec la taille du corps correspondant à la longueur maxima de la branchie. 3) La taille du corps correspondant à la perte totale de la branchie ne serait pas en rapport direct et exclusif avec la taille maxima du corps.

Il est difficile de discuter le bien-fondé de ces remarques, tant que l'on ne

possédera que des données incomplètes ou fausses sur la croissance des Polyptères. Je ferai simplement remarquer que l'opinion soutenue par divers auteurs, selon laquelle *P. bichir lapradei* conserverait à l'état adulte des branchies externes relativement aussi développées que celles des jeunes, repose vraisemblablement sur une évaluation erronée de l'âge des individus considérés. Les *P. bichir lapradei* peuvent en effet atteindre au cours des 4 ou 5 premiers mois une taille de 20 ou 30 cm., alors que *P. senegalus* croît environ deux fois plus lentement.

Du fait que des branchies externes se développent sur des embryons de trois groupes bien différents, à savoir les Polyptéridés, les Dipneustes et les Amphibiens, KERR (1932) conclut à la persistance d'un caractère primitif : « Les branchies externes ne sont pas, dit-il, comme on le soutient usuellement, de simples développements larvaires d'une origine évolutive relativement récente, mais au contraire elles datent de très loin dans l'histoire de la souche des Vertébrés, si ce n'est de son début même. » Une telle affirmation ne s'accorde guère avec les données actuelles de la Paléontologie, car, en fait, l'existence de branchies externes n'a été reconnue chez aucun Poisson fossile, ni adulte ni jeune. Lorsque WESTOLL (1944, p. 104), examinant les conditions de vie dans les eaux douces marécageuses du Carbonifère, déclare qu'on ne peut rejeter *a priori* la possibilité pour les Haplolépides d'avoir possédé des filaments branchiaux externes, il s'agit d'une opinion que ne vient corroborer aucun document paléontologique positif. Il est vrai que les premiers stades de développement des Vertébrés fossiles ne nous sont pas connus, et il est possible que des branchies externes transitoires aient existé à l'origine comme organes respiratoires embryonnaires. Leur persistance à des stades de développement plus ou moins avancés dans certains groupes actuels phylogénétiquement éloignés les uns des autres, pourrait alors s'expliquer.

Mais pour en rester dans le domaine concret des faits d'observation, examinons sommairement, parmi les Actinoptérygiens actuels, les diverses structures vasculaires qui se différencient sur l'arc hyoïde, au niveau de l'opercule. Chez *Lepisosteus*, il apparaît d'abord un réseau capillaire très anastomosé, qui occupe toute la région de l'opercule (KRYZANOVSKY, 1934 a, p. 54, fig. 14, *Lepisosteus* 18 mm.). Ce réseau persiste tel quel bien après la résorption du sac vitellin. Puis une partie régresse et disparaît, tandis que l'autre se transforme en une branchie operculaire interne qui subsiste à l'état adulte. Les embryons d'*Amia* présentent également un réseau capillaire dans l'opercule (*Id.*, p. 58, fig. 15), mais moins développé que celui de *Lepisosteus*, et disparaissant totalement au cours de la vie embryonnaire. Aucune branchie operculaire n'existe chez *Amia*. Quant aux Téléostéens, ils ne possèdent jamais ni réseau capillaire dans l'opercule, ni branchie operculaire. Il est probable que la disparition de ces organes est secondaire et que, sous ce rapport, les conditions d'*Amia* et de *Lepisosteus* sont plus primitives.

Acipenser, qui, à bien des égards, a conservé des caractères actinoptérygiens encore plus primitifs que les Holostéens, possède une branchie operculaire. Mais le réseau capillaire de l'opercule est très réduit, comparativement à celui de *Lepisosteus* et même d'*Amia*. Les filaments branchiaux correspondants apparaissent très tôt ; leur base est recouverte par le bord caudal du repli operculaire (KRYZANOVSKY, 1934 b, fig. 8 ; 1934 a, fig. 6, 7). La branchie operculaire est donc interne, mais les filaments dépassent à l'extérieur. Au cours de la croissance, ils diminuent de longueur relative, et, à l'état adulte, la branchie est entièrement cachée par l'opercule.

Il est à remarquer qu'au début de son développement, la branchie externe des Polyptéridés diffère très peu de celle d'*Acipenser* au stade correspondant. C'est seulement au cours de la croissance qu'elle acquiert ses caractères particuliers, au lieu de glisser sur la face interne du repli operculaire et d'y acquérir la structure d'une hémibranchie normale, comme c'est le cas pour *Acipenser*.

Il semble donc que la position interne de l'hémibranchie hyoïdienne ou operculaire soit primitive. Cette hémibranchie aurait disparu par régression chez les formes modernes, à l'exception des Acipensérîdés et de *Lepisosteus*. Dans la lignée des Polyptéridés, sa transformation en organe respiratoire externe serait secondaire. Développée et fonctionnelle avant les branchies internes, elle assure seule la respiration au début de la vie embryonnaire. C'est probablement à la spécialisation de cet organe que les jeunes Polyptères doivent de pouvoir vivre dans les eaux pauvres en oxygène, comme celles des fonds de marécages tropicaux, où s'effectue selon toute vraisemblance le début de leur vie larvaire. Plus âgés, possédant un système de branchies internes normal, susceptibles en outre de se déplacer à la recherche d'un milieu suffisamment oxygéné, ou peut-être d'utiliser leur vessie aérienne comme organe respiratoire accessoire, les Polyptères peuvent se passer de branchies externes, organes essentiellement fragiles et nullement protégés. Il est toutefois probable que leur régression est dans une large mesure sous la dépendance de facteurs internes.

II. Corps postbranchial

Ainsi qu'il a été signalé plus haut, les Polyptéridés possèdent seulement quatre fentes branchiales et quatre arcs branchiaux squelettiques. Cependant, les artères afférentes et efférentes et les branchies réalisent un système respiratoire comparable à celui de n'importe quel Actinoptérygien, ainsi qu'il apparaît sur la figure 53, qui représente schématiquement la circulation branchiale telle qu'elle est réalisée sur un *Polypterus senegalus* de 46 mm.

L'absence de cinquième fente branchiale fonctionnelle chez les Polyptères devant être considérée comme secondaire, j'ai recherché s'il existait en arrière de la quatrième fente branchiale des vestiges d'une poche pharyngienne. J'ai seulement trouvé un organe postbranchial pair, dont l'existence n'avait encore jamais été signalée chez les Polyptéridés. Sur *P. senegalus* au stade de 46 mm., cet organe est situé près du bord médian du quatrième cératobranchial, dans l'épaisseur de la lame musculaire décrite par ALLIS (1922) sous le nom de *musculus transversus ventralis*. Dorsalement, il est séparé de la paroi épithéliale recouvrant le plancher du pharynx par la mince assise de tissu conjonctif fibreux qui forme la couche profonde de la paroi pharyngienne. Ventralement, il repose directement sur l'endothélium qui limite le sinus veineux (Fig. 54). Les corps postbranchiaux droit et gauche sont largement séparés l'un de l'autre, et sont symétriques quant à leur position et leur développement. Chacun est constitué par un parenchyme serré dont les cellules prismatiques à gros noyaux ne sont pas disposées en assises régulières superposées, ni groupées autour de lumières centrales. L'ensemble est comprimé latéralement, entièrement clos, sans lumière interne ni canal excréteur. De nombreux capillaires sanguins sont appliqués sur sa surface externe.

Ce corps postbranchial présente la plus grande similitude d'aspect avec celui que l'on observe en arrière de la dernière fente branchiale des jeunes Sélaciens, et qui se forme à partir d'une évagination de la paroi pharyngienne. Bien que ce mode de développement ait incité certains auteurs à considérer le corps postbranchial comme l'homologue d'une véritable fente branchiale surnuméraire qui aurait été transformée et aurait acquis une morphologie particulière, il est beaucoup plus normal de le rattacher aux glandes annexes du tube digestif. Un corps postbranchial a également été signalé chez les *Acipenser* (Van BEMMELEN, 1886, *A. sturio* ; WASSNETZOV, 1932, *A. stellatus*). Le rôle physiologique de cet organe, qui possède les caractéristiques d'une glande à sécrétion interne, n'a pas été élucidé jusqu'à présent.

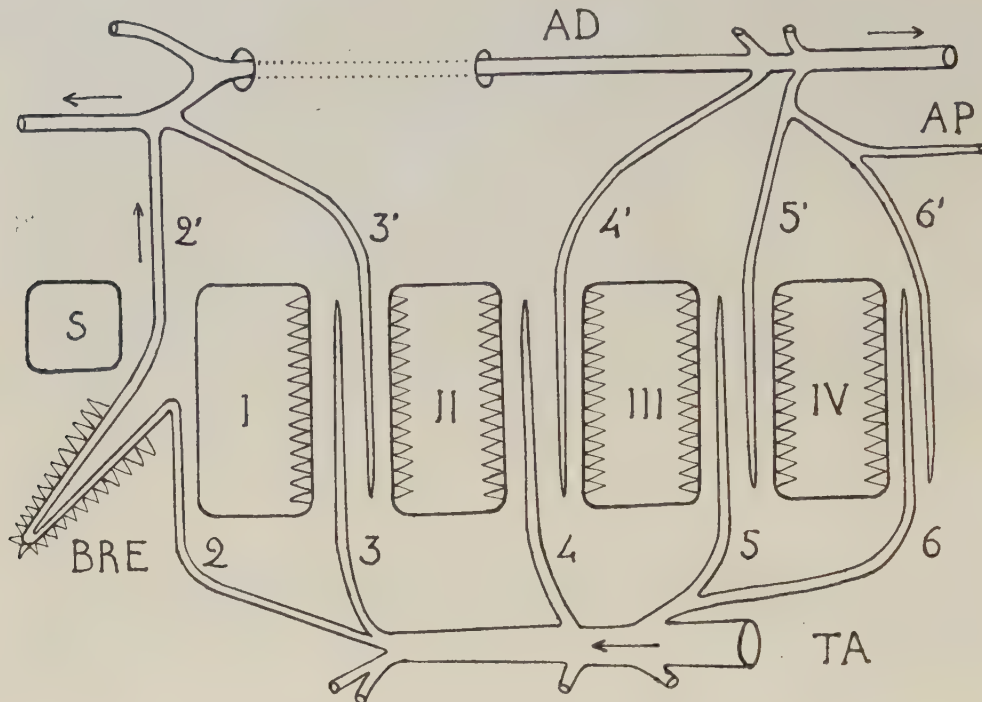


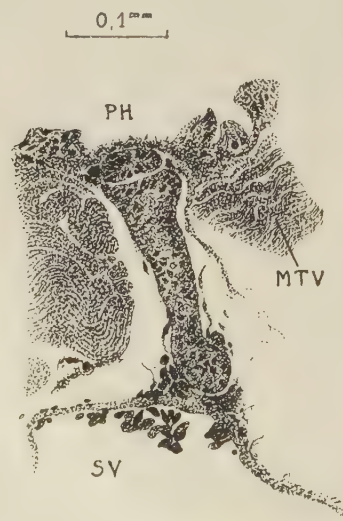
FIG. 53. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Schème de la circulation branchiale et de la disposition des branchies, y compris la branchie externe.

AD, aorte dorsale.
AP, artère pulmonaire.
BRE, branchie externe.
S, spiraculum.

TA, tronc aortique.
I, II, III, IV, fentes branchiales.
2, 3, 4, 5, 6, artères afférentes.
2', 3', 4', 5', 6', artères efférentes.

FIG. 54. — *Polypterus senegalus* 46 mm. Corps postbranchial.

MTV, *musculus transversus ventralis*.
PH, pharynx.
SV, sinus veineux.



III. Vessie aérienne

La vessie aérienne des Polyptéridés se présente sous la forme d'un double sac asymétrique, juste sous l'intestin. Le lobe droit s'étend jusqu'à l'anus, le lobe gauche jusqu'à l'estomac seulement. Les deux lobes communiquent l'un avec l'autre près de leur extrémité antérieure, mais le lobe droit seul s'ouvre dans l'intestin par un glottis en forme de fente longitudinale.

La paroi interne de la vessie aérienne est recouverte d'un épithélium pavimenteux cilié. Directement au-dessous de celui-ci, au milieu d'une assise conjonctive, se trouvent des capillaires et des vaisseaux sanguins. Le revêtement externe est formé d'une double couche de fibres musculaires entrecroisées (RAUTHER, 1922). Le sang arrive à la vessie aérienne par une artère pulmonaire paire, provenant de l'artère efférente du quatrième arc branchial (sixième arc aortique embryonnaire). A la sortie de chaque lobe, le sang est drainé par une veine pulmonaire ventrale. Les deux veines pulmonaires se réunissent en un tronc médian qui passe, au niveau du glottis, entre la paroi médio-ventrale de la vessie aérienne et la veine hépatique, et qui se jette dans cette dernière un peu plus en avant.

La première ébauche de la vessie aérienne apparaît au stade 33 de KERR. Cet auteur l'a décrite comme une dépression longitudinale largement ouverte, résultant d'un enfoncement de l'épithélium intestinal, épaissi à ce niveau. Cette évagination de la paroi épithéliale est prolongée caudalement par une protubérance du même tissu. Au stade 36, un peu plus avancé que le précédent, la dépression est beaucoup plus profonde, plus étroite, et sa section transversale présente l'aspect d'un « T » renversé dont les deux branches latérales seraient de longueur inégale. Dès ce stade, les rudiments des deux lobes sont dissymétriques et le glottis s'ouvre au-dessus du lobe droit. Au stade de 30 mm., la vessie aérienne se présente extérieurement comme un sac ventral par rapport à l'intestin, prolongé antérieurement et postérieurement par deux cornes de longueur inégale (KERR, 1907, p. 295).

Bien que l'asymétrie se manifeste dès les premiers stades de l'ontogénèse, il est intéressant de constater l'existence de traces d'un glottis gauche, symétrique de celui qui s'ouvre dans le lobe droit. MARCUS (1928) a décrit comme telles sur *Calamoichthys* un cordon épithélio-conjonctif qui traverse la couche musculaire. Par ailleurs, BUMILLER (1928) a signalé sur un *P. bichir* de 80 mm. une évagination longitudinale de la paroi intestinale, située à gauche et, semble-t-il, symétrique du glottis droit. J'ai retrouvé une structure analogue sur *P. senegalus* au stade de 46 mm. Le repli est peu profond, mais cependant bien indiqué, et reconnaissable sur une longueur à peu près égale à celle du glottis droit. Ce repli s'enfonce dans le tissu conjonctif sous-jacent, mais la couche musculaire n'est pas intéressée (Fig. 55).

La présence d'un glottis gauche vestigial est un argument en faveur des hypothèses suivantes :

- 1) La vessie aérienne était primitivement formée de deux lobes symétriques, au moins au début de leur développement, et communiquant avec la cavité intestinale chacun par un glottis particulier.
- 2) La communication entre le lobe droit et le lobe gauche est secondaire, ainsi que l'oblitération du glottis gauche.

Ces hypothèses étant admises, le problème de la structure primitive de la vessie aérienne des Actinoptérygiens, et de la façon dont celle des Polyptéridés a pu en dériver, ne se trouve nullement simplifié. D'une part chez les Dipneustes et les Amphibiens qui possèdent un véritable poumon, ce dernier communique avec l'intestin par une ouverture médiane, impaire et ventrale. D'autre part, la

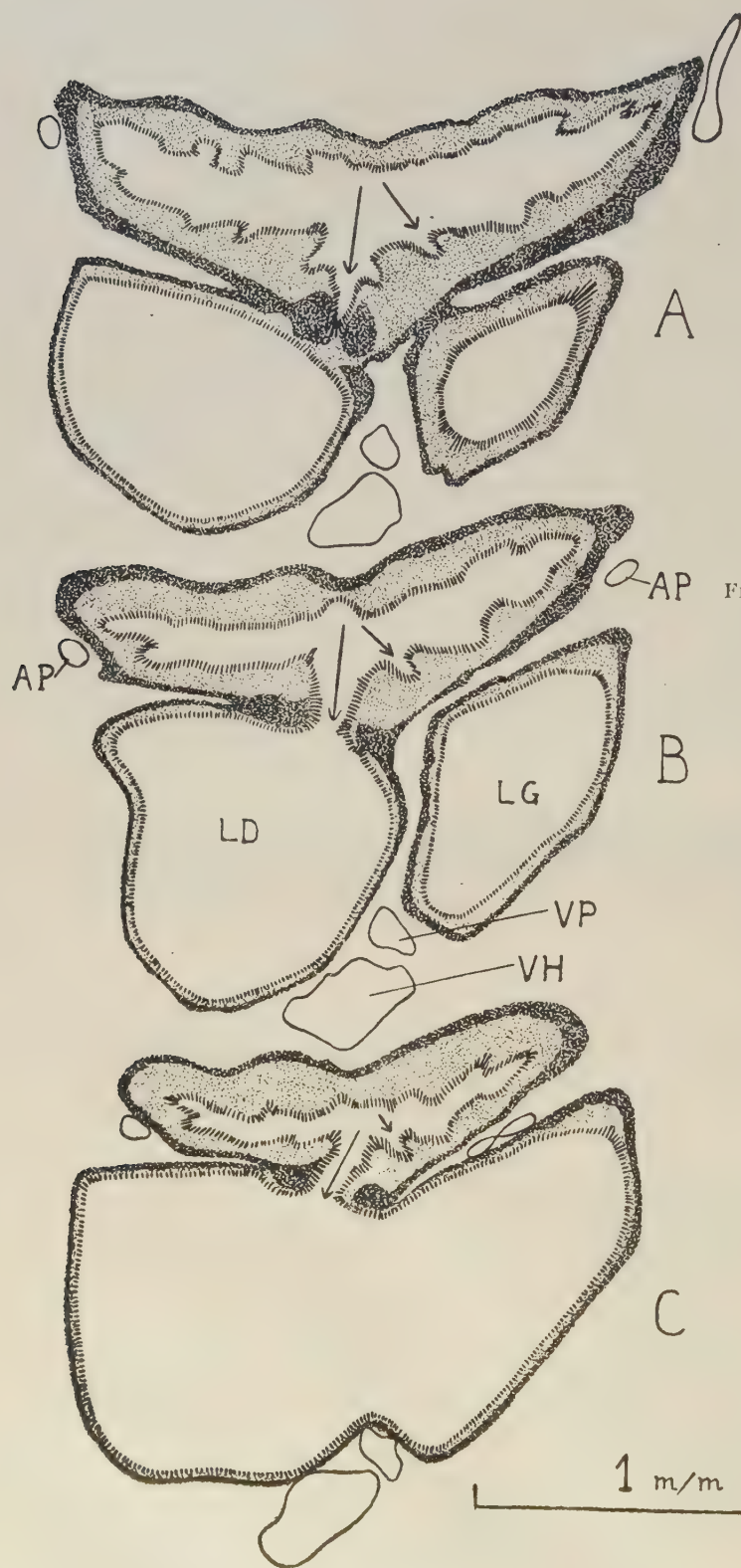


FIG. 55. — *Polypterus senegalus* 46 mm. A, B, C : coupes transversales successives de la vessie aérienne, distante de 200 μ chacune. Les flèches indiquent le *glottis* droit fonctionnel et le *glottis* gauche vestigial. On remarquera les trois couches, épithéliale, conjonctive et musculaire, entourant les parois de l'intestin antérieur et de la vessie aérienne, ainsi que le renforcement des fibres musculaires en anneau autour du *glottis* droit.

vessie aérienne ou natatoire des Actinoptérygiens physostomes actuels communie avec l'intestin par une ouverture dorsale, impaire, légèrement rejetée soit sur la droite, soit sur la gauche (GOODRICH, 1930). Il est d'ailleurs évident que la Paléontologie ne peut fournir aucune donnée sur cette question, car les organes abdominaux ne sont jamais conservés par la fossilisation. Bien que l'homologie entre la vessie aérienne de *Polypterus* et celle d'*Amia* ou d'*Acipenser*, par exemple, ne puisse être mise en doute, aucune explication satisfaisante ne peut actuellement être proposée en ce qui concerne le passage de l'un à l'autre type.

La vessie aérienne des Polyptéridés ne présente aucune spécialisation remarquable en vue de jouer un rôle respiratoire. Sa paroi est mince, vascularisée comme le sont les parois de toutes les vessies natatoires, mais sans plus. Le revêtement épithélial interne offre bien quelques plis longitudinaux peu accusés, mais il n'existe à proprement parler aucune structure alvéolaire, même rudimentaire, qui, en augmentant la surface de contact, puisse être considérée comme une adaptation à la respiration aérienne. L'artère pulmonaire renferme d'ailleurs du sang déjà hématosé lorsque les branchies internes fonctionnent normalement. Il n'en demeure pas moins que la conformation particulière du glottis, entouré par un anneau musculaire, permet aux Polyptères de remplir, par intervalles et à volonté, leur vessie aérienne d'air frais. Les observations de BUDGETT (1899) montrent que cette possibilité est utilisée en fait par le poisson lorsque l'oxygénation de l'eau diminue. D'après cet auteur, la vessie aérienne jouerait même un rôle respiratoire essentiel. « Si l'eau est parfaitement bien aérée, écrit-il, le Polyptère peut vivre longtemps sans respirer l'air. Mais un spécimen, qui a été parfaitement heureux dans une eau assez fraîche pendant quelques jours lorsqu'on lui permet de venir à la surface, succombe en quelques heures si on l'empêche de venir ainsi respirer l'air. » Malheureusement, aucune expérience précise, aucun dosage d'oxygène dissous dans l'eau où étaient conservés ces poissons ne sont cités à l'appui.

Dans la région du Soudan où j'ai observé les Polyptères, je n'ai jamais remarqué qu'ils viennent respirer à la surface de l'eau, ce qui ne devrait cependant pas passer inaperçu. Au contraire, je les ai toujours vus soit immobiles sur le fond, soit nageant entre deux eaux. HARRINGTON (1899), dans le bassin du Nil, avait également fait remarquer que les Polyptères ne respiraient pas plus l'air en nature que les autres Poissons tropicaux au milieu desquels ils vivent. Il est probable que dans une eau suffisamment aérée, la respiration branchiale suffit seule à assurer les besoins en oxygène. L'absorption d'air ne serait qu'un moyen d'échapper à l'asphyxie et de résister à la désoxygénation lorsque celle-ci dépasse le taux minimum critique. Tous les Poissons ne présentent évidemment pas à ce point de vue le même degré de résistance, et aucune donnée n'a été recueillie sur les caractéristiques des Polyptères à ce sujet.

En l'absence de recherches expérimentales, qu'il serait souhaitable d'entreprendre, il est donc actuellement impossible de préciser l'intensité des échanges respiratoires qui s'opèrent au niveau de la vessie aérienne des Polyptéridés. Dans ces conditions, il est préférable de ne pas parler de « poumon ». Ce terme implique en effet une spécialisation anatomique beaucoup plus poussée et un rôle respiratoire beaucoup plus important qu'il n'apparaît à l'examen objectif des faits.

L'étude de la respiration des Polyptéridés au point de vue physiologique reste à faire.

AFFINITES PHYLOGENETIQUES ET EVOLUTION DES POLYPTERIDES

Famille : *Polypteridae*.

Corps entièrement couvert d'écailles rhombiques de type palaeoniscoïde, formées de trois couches superposées de ganoïne, dentine trabéculaire (cosmine) et isopédine. Chaque rangée transversale d'écailles correspond à un métamère (monomérisation). Nageoire caudale hétérocerque, à lobe hypochordal arrondi. Partie antérieure de la dorsale épineuse, fragmentée en un nombre variable de pinnules, soutenues chacune par un rayon dermique bifide, fortement ossifié. Partie postérieure de la dorsale molle, continue avec la caudale. Lépidotriches en même nombre que les rayons internes à la dorsale, plus nombreux à l'anale. Pectorales munies d'un lobe basilaire écailleux ; l'endosquelette, d'un type particulier (*brachipterygium*), comprend deux marginaux, une plaque centrale et une série d'actinaux. Pas de mésocoracoïde. Clavicules bien développées. Squelette axial fortement ossifié. Vertèbres holospondyles, amphiœles ; supraneuraux indépendants. Côtes osseuses et pleuroïdes entièrement ossifiés. Neurocrâne partiellement ossifié. Pas de myodome ni de fosse de Bridge. Un canal aortique occipital. Parasphénoïde s'étendant jusqu'à l'extrémité postérieure du crâne. *Processus ascendens* traversé par un canal carotidien. Pas de canal spiraculaire. Communication bucco-hypophysaire chez les jeunes. Deux narines externes de chaque côté : l'antérieure s'ouvre à l'extrémité d'un tentacule nasal ; la postérieure entre la base du tentacule et l'œil. Pas de narines internes. Deux ossifications seulement au palato-carré : l'autopalatin et le *quadratum*. Un dermométaptérygoïde. Deux ossifications également à la mandibule : le mentomeckelien et l'articulaire. Pas d'apophyse coronoïde, mais un cartilage labial. Pas de symplectique. Suspension de la mâchoire de type métahyostylique. Hyomandibulaire surmonté d'un hyomandibulaire accessoire à deux composants. Quatre arcs branchiaux. Canal sensoriel infraorbitaire et canal supraorbitaire se joignant dans le dermosphénotique. Pas de canal jugal. Pas de pariétal ni d'interopercule. Un seul gulaire pair. Maxillaire soudé à l'infraorbitaire. Prémaxillaire soudé à l'antorbitaire. Pas de postrostral entre les os nasaux, ces derniers étant au nombre de trois. Une série de plaques osseuses spiraculaires. Un spiraculum fonctionnel, mais pas de pseudobranchie. Branchies externes transitoires chez le jeune. Vessie aérienne bilobée, s'ouvrant ventralement dans l'intestin antérieur.

La famille des Polyptéridés comprend les deux seuls genres actuels : *Polypterus* et *Calamoichthys*. Ce dernier diffère de *Polypterus* par l'absence de nageoires pelviennes et de sous-opercule, ainsi que par la forme anguilloïde, due à une multiplication des métamères qui ont à peu près doublé de nombre. D'autres particularités moins importantes peuvent être ajoutées : communication bucco-hypophysaire persistante, absence de supramaxillaire et de quadrato-jugal, chorde restant continue à l'état adulte, etc... Ce sont en fait des caractères embryonnaires de *Polypterus*. Aussi *Calamoichthys* paraît être le résultat d'une spécialisation et d'une néoténisation. Par ailleurs, sa morphologie externe le rapproche beaucoup plus de *P. senegalus* que des autres espèces.

Parmi les caractères précédemment énumérés pour définir la famille des Polyptéridés, et ceux qui ont été examinés dans la partie anatomique et comparative de ce travail, il est possible de distinguer trois groupes :

1) Caractères archaïques, principalement ou exclusivement connus chez les Actinoptérygiens paléozoïques et triasiques.

2) Caractères évolués, principalement ou exclusivement connus chez les Holostéens et les Téléostéens.

3) Caractères particuliers propres aux seuls Polyptéridés.

1) Les plus importants des caractères archaïques sont certainement ceux relatifs à la structure histologique des écailles et aussi à leur forme, à leur disposition en rangées monomériques et à l'existence de trois lignes d'organes sensoriels sur les flancs. Sous ce rapport, les Polyptéridés se rattachent nettement et directement aux Palæoniscoïdes.

Le mode d'ossification du neurocrâne apparaît beaucoup plus proche de celui d'*Acipenser* et des plus évolués des Palæoniscoïdes que de celui des Holostéens et des Téléostéens.

Peuvent en outre être considérés comme archaïques les caractères suivants :

Certains détails de structure de la cavité faciale (cf. *Saurichthys*), notamment l'existence d'une commissure préfaciale.

La communication bucco-hypophysaire (cf. *Saurichthys*, *Ospia*, *Glaucolepis*).

L'existence d'un *processus ascendens* mixte (cf. *Glaucolepis*).

L'existence d'un canal aortique traversant la base de l'occipital.

L'absence d'interopercule.

L'existence d'un dermométaptérygoïde et d'un composant dermique à l'hyomandibulaire accessoire (cf. *Glaucolepis*).

Le contact entre le premier arc branchial et le neurocrâne (cf. *Glaucolepis*).

La présence de clavicules.

Le nombre de lépidotriches supérieur au nombre des rayons internes à la nageoire anale.

2) Parmi les caractères indiquant une évolution effectuée dans le même sens que celle des Actinoptérygiens modernes, Holostéens et Téléostéens, nous retiendrons :

L'absence de fosse de Bridge.

La structure du labyrinthe membraneux et des otolithes.

La structure de la région occipitale du neurocrâne et la constitution du joint cranio-vertébral (cf. *Amia*, *Saurichthys*).

L'allongement caudal du parasphénoïde.

Le plan général des canaux sensoriels du crâne et des os dermiques correspondants, surtout dans la région ethmoïdale (cf. *Amia*).

La division de la dorsale en une partie épineuse et une partie molle.

La réduction de l'hétérocercie à la caudale.

La substitution d'ossifications de membrane aux ossifications périchondrales et au cartilage dans le squelette axial.

La présence de côtes osseuses et de pleuroïdes entièrement ossifiés.

Ajoutons enfin l'absence de myodomes et le platytrabisme du crâne, qui, ainsi que nous l'avons expliqué, sont vraisemblablement des caractères secondaires acquis.

3) Les caractères qui confèrent aux Polyptéridés leur originalité sont assez nombreux. Les plus importants sont les suivants :

La transformation de la nageoire pectorale en brachyptérygie par réduction de longueur de la base endosquelettique.

La présence d'un spiraculum fonctionnel et l'absence de canal spiraculaire dans la paroi du neurocrâne.

L'existence d'un sphénotique à deux composants.

La soudure de l'infraorbitaire au maxillaire.

La fragmentation du nasal en trois éléments.

La formation d'une rangée d'os spiraculaires.

Le mode de liaison entre l'hyomandibulaire et l'arc mandibulaire, en l'absence de symplectique.

L'absence de premier arc aortique embryonnaire.

La position de la carotide interne, latérale par rapport au trabécule.

La structure bilobée de la vessie aérienne.

La difficulté d'assigner aux Polyptéridés une position systématique bien définie résulte du fait que les trois groupes de caractères précédents sont d'importance sensiblement égale. Les Polyptères présentent des affinités avec les Palæoniscoides, les Chondrostéens *s. str.* et les Holostéens, mais ne peuvent évidemment rentrer dans aucun de ces groupes.

En 1861, HUXLEY, se basant sur des caractères de morphologie externe, tels que la présence de nageoires paires lobées, d'écailles rhombiques, d'une nageoire caudale hétérocerque, et sur une certaine ressemblance dans la disposition des os dermiques du crâne, plaça les Polyptéridés parmi les Crossoptérygiens dont il venait de publier une étude magistrale d'après les fossiles du Dévonien d'Angleterre. Cette opinion fut également adoptée par WOODWARD (1891) et nombre d'auteurs. JARVIK (1942) a récemment montré que par certains caractères de la région antérieure du crâne, les Polyptéridés ressemblent aux Coelacanthidés. Mais d'après ce qui est actuellement connu de l'organisation de ce dernier groupe, il semble que les analogies portent sur des points relativement secondaires, et non sur les traits fondamentaux et caractéristiques.

En fait, l'anatomie interne des Crossoptérygiens *Rhipidistia* et *Actinistia* n'a été étudiée que dans des travaux modernes, au premier rang desquels il faut citer ceux de STENSJÖ, SAVE-SÖDERBERGH, JARVIK, etc... Selon les mises au point les plus récentes des Paléontologistes, Crossoptérygiens et Actinoptérygiens forment deux ensembles nettement distincts l'un de l'autre dès leur apparition, et entre lesquels aucune forme intermédiaire n'a encore été trouvée. Toutefois, comme les Crossoptérygiens et les Actinoptérygiens se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent à aucun autre groupe de Poissons, il est permis de conclure qu'ils descendent d'un ancêtre commun. Ce dernier était peut-être voisin des Acanthodiens (MOY-THOMAS, 1939, p. 77).

Le tableau suivant résume les principaux caractères distinctifs des deux groupes.

CROSSOPTÉRYGIENS
(*Rhipidistia* + *Actinistia*)

ACTINOPTÉRYGIENS

- 1) Présence de choanes, ou narines internes (chez les *Rhipidistia* seulement, d'après JARVIK).
- 2) Écailles de type cosmoïde (c'est-à-dire formées de couches parallèles de ganoïne, de cosmine, de dentine et d'isopédine) ou d'un type dérivé de celui-ci.
- 3) Endosquelette des nageoires paires bisérié et mésorachique.

- 1) Pas de choanes.
- 2) Écailles de type ganoïde (c'est-à-dire formées de couches concentriques de ganoïne, de cosmine et d'isopédine) ou d'un type dérivé de celui-ci.
- 3) Endosquelette des nageoires paires monosérié, pleurorachique, formé de rayons parallèles ou en éventail.

CROSSOPTÉRYGIENS
(*Rhipidistia* + *Actinistia*)

- 4) Caudale hétérocerque, avec un lobe épichordal et un lobe hypochordal, ou diphycerque.
- 5) Deux nageoires dorsales et une anale.
- 6) Les rayons internes des nageoires impaires sont concentrés, formant une plaque basale proximale sur laquelle s'articulent un nombre variable de rayons.
- 7) Parasphénoïde sans *processus ascendens*.
- 8) Intertemporal et supratemporal distincts.
- 9) Squamosal traversé par un canal sensoriel jugal (1).
- 10) Neurocrâne formé de deux parties mobiles l'une par rapport à l'autre, et par suite ossifié en deux pièces chez les formes primitives. L'articulation entre l'ethmo-sphénoïde ou *divisio cranialis anterior* et l'otico-occipital ou *divisio cranialis posterior*, passe par le *foramen trigeminum*.

ACTINOPTÉRYGIENS

- 4) Caudale hétérocerque, avec un lobe hypochordal seulement, ou homocerque, rarement diphycerque.
- 5) Une seule nageoire dorsale, parfois fragmentée chez les formes évoluées, et une anale.
- 6) L'endosquelette des nageoires impaires n'est jamais concentré, mais formé de rayons parallèles les uns aux autres.
- 7) Parasphénoïde avec un *processus ascendens* pair.
- 8) Un dermoptérotique.
- 9) Pas de canal jugal (1) ni de squamosal.
- 10) Neurocrâne toujours d'une seule pièce. Entièrement ossifié chez les formes primitives, formé d'un nombre variable d'os chez les formes évoluées.

Les Polyptéridés ne peuvent être maintenus parmi les Crossoptérygiens, ni même être considérés comme un groupe aberrant ou très évolué de ceux-ci. Tout ce qui a été exposé précédemment, concernant leur organisation morphologique et anatomique, prouve au contraire qu'ils se rattachent aux Actinoptérygiens.

Il semblait que les Crossoptérygiens s'étaient éteints définitivement au Crétacé supérieur avec les Coelacanthidés. Mais la capture inattendue de *Latimeria chalumnae* (SMITH, 1939) au large des côtes sud-africaines, vint prouver qu'ils s'étaient maintenus jusqu'à l'époque actuelle. Le mauvais état de conservation de l'exemplaire ainsi récolté ne permit malheureusement pas une étude très détaillée. Les descriptions et photographies publiées permettent cependant d'affirmer qu'il s'agit d'un Crossoptérygien typique, appartenant au même groupe que les Coelacanthidés fossiles. L'évolution de ces derniers ne semble pas avoir sensiblement progressé depuis l'ère secondaire, ni même depuis leur apparition au Dévonien supérieur.

Dans l'ensemble des Poissons, la famille des Polyptéridés est certainement celle dont la position systématique a été le plus souvent modifiée depuis un siècle. Le remarquable système de J. MÜLLER (1844) constitue le premier essai scientifique de classification. Basant ses grandes divisions taxonomiques sur la structure

(1) Le canal jugal n'est pas un canal sensoriel autonome, mais seulement la partie dorsale très allongée du canal préoperculaire, qui s'est infléchi horizontalement et rostralement pour rejoindre la partie postorbitaire du canal infraorbitaire, en passant sous et devant le spiraculum (Cf. STENSIÖ, 1947).

des écailles, dont l'importance avait été précédemment reconnue par AGASSIZ (1835), il distingue la sous-classe des *Teleostei* et la sous-classe des *Ganoidei*. Cette dernière comprend l'ordre des *Chondrostei* et l'ordre des *Holostei*, dans lequel les *Polypteridae* sont placés près des *Lepisosteidae*. BERG (1940), par contre, bien que plaçant les *Polypteridae* dans la sous-classe des Actinoptérygiens, les considère comme représentant à eux seuls un ordre qui s'oppose à tous les autres par « la structure de l'endosquelette de la nageoire pectorale et celle de la dorsale ». Cette solution est évidemment très voisine de celle adoptée par STENSIÖ (1921) qui, sous le nom de Brachioptérygiens, isole les Polyptéridés des Actinoptérygiens.

Sans examiner les divers systèmes proposés, signalons seulement la dernière classification élaborée par GOODRICH (1930). Cet auteur, après avoir reconnu les liens de parenté existant entre les Polyptéridés et les Palaeoniscidés, adopte les divisions suivantes :

<i>Actinopterygii</i>	A.	{	ordre : <i>Chondrostei</i> .
			<i>Polypterini</i> .
	B. <i>Holostei</i>	{	a) ordre : <i>Amioidei</i> .
			b) { <i>Lepisosteidei</i> .
			<i>Teleostei</i> .

Si l'on considère seulement les Poissons de la faune actuelle, ces cinq ordres, que définissent des caractères importants, correspondent à des groupes naturels, c'est-à-dire homogènes et nettement séparés les uns des autres. L'existence de points de ressemblance entre *Polypterus* et *Acipenser* d'une part, *Amia* d'autre part, justifie suffisamment la position assignée à l'ordre des *Polypterini*.

Excellente en ce qui concerne les Actinoptérygiens actuellement vivants, cette classification ne peut par contre satisfaire les paléoichthyologistes. Ceux-ci ont en effet entre les mains un ensemble de formes dans lequel aucune coupure systématique ne s'impose. Comme l'a fait remarquer PIVETEAU (1934 b), dans l'état actuel de nos connaissances, les Actinoptérygiens vivants et fossiles forment un seul grand groupe naturel. Des différences secondaires permettent bien de distinguer des familles, mais celles-ci « ne peuvent être réunies en divisions taxonomiques plus élevées que d'une manière fort difficile et toujours quelque peu artificielle ».

La position des paléontologistes vis-à-vis du problème de la systématique des Actinoptérygiens a été parfaitement définie par WESTOLL (1944) : « Il semble bien préférable, écrit-il, de regarder tous les Actinoptérygiens qui diffèrent notablement des Palaeoniscoïdes par leur structure, comme formant une auréole de rameaux et de branches évolutives autour d'un buissonnement central compact, dans lequel nous pouvons espérer un jour distinguer l'origine de chaque groupe dérivé. » Démêler l'écheveau des lignées et suivre chacune dans la succession des temps géologiques, tel est le but assigné aux systématiciens de demain, et qui justifiera l'adoption de divisions taxonomiques rationnelles.

Dans cet ordre d'idées, ALDINGER (1937, p. 377-378) propose le schéma suivant :

1) Ordre : Cheirolepidomorphes	{	<i>Cheirolepis</i> , ? <i>Tarrasius</i> (Dévonien, ? Carbonifère inférieur).
2) Ordre : Sturiomorphes	{	
	{	A. — <i>Birgeriidae</i> (Trias).
	{	<i>Polyodontidae</i> (Crétacé supérieur actuel).
Sous-ordre : Chondrosteiformes	{	B. — <i>Chondrosteidae</i> (Lias inférieur, Crétacé inférieur).
	{	<i>Acipenseridae</i> (Crétacé supérieur, actuel).

- Sous-ordre : Saurichthyiformes {
- A. — *Phanerorhynchidae* (Carbonifère moyen).
 - Saurichthyidae* (Trias, Lias).
 - B. — *Pholidopleuridae* (Trias).
- 3) Ordre : Elonichthyomorphes
- Sous-ordre : Elonichthiformes {
- A. — *Elonichthyidae* (Carbonifère moyen, Permien).
 - Palaeoniscidae* (Permien, Lias).
 - Brachiopterygii* (Crétacé supérieur, actuel).
 - B. — *Acrolepidae* (Carbonifère inférieur, Lias supérieur).
- Sous-ordre : Platysomiformes {
- Platysomidae* (Carbonifère inférieur, Permien supérieur).
 - Dorypteridae* (Permien supérieur).
 - Bobasatraniaidae* (Trias).
 - ? *Cleithrolepidae* (Trias).
 - ? *Pycnodontidae* (Crétacé, Eocène inférieur).
 - ? *Canobiidae* (Carbonifère).
- Sous-ordre : Eugnathiformes {
- Perleidae* (Trias).
 - Semionotidae* (Trias, Crétacé).
 - Parasemionotidae* (Trias).
 - Tous les autres Holostéens et Téléostéens.

Cette classification présente un caractère provisoire évident. Telle quelle, on peut la considérer comme un essai de représentation des affinités naturelles reliant entre elles les principales familles d'Actinoptérygiens fossiles et actuelles. Nous en retiendrons seulement que selon ALDINGER « les *Palaeoniscidae* s. str., et vraisemblablement aussi les Brachioptérygiens par *Scanilepis*, dérivent des *Elonichthyidae* ». Cette opinion sera examinée plus loin.



On ne saurait surestimer le fait que les Actinoptérygiens vivants ou fossiles s'ordonnent suivant les ramifications de lignes évolutives plongeant toutes leurs racines dans un groupe paléozoïque désigné sous le nom de Palaeoniscoïdes ou *Palaeoniscidae* s. l. (1). Cet ensemble de formes réellement homogène présente les caractères suivants :

1) Corps fusiforme allongé, recouvert d'écailles ganoïdes rhombiques, de type palaeoniscoïde, c'est-à-dire formées de trois couches concentriques de ganoïne, de cosmine et d'isopépine.

(1) Le terme Palaeoniscoïdes doit être préféré à celui de Palaeoniscidés, qui possède un sens plus restreint. D'après ALDINGER (1937, p. 230), la famille des *Palaeoniscidae* s. str. comprend seulement les genres : *Palaeoniscus*, *Oxygnathus*, *Gyrolepis*, *Glaucolepis* et *Pteronisculus*. Les Palaeoniscoïdes correspondent au groupe A de STENSIÖ (1932, p. 96).

- 2) Nageoire caudale fortement hétérocerque, à lobe hypochordal bien développé, fourchu, mais à lobe épichordal absent ou insignifiant.
- 3) Rayons internes des nageoires impaires moins nombreux que les lépidotriches qui les surmontent.
- 4) Neurocrâne entièrement ossifié d'une seule pièce. Chez les formes juvéniles ou déjà évoluées, il existe un petit nombre de grandes ossifications réunies par du cartilage.
- 5) Yeux moyens ou grands, ce qui implique, selon toute vraisemblance, l'existence d'un myodome fonctionnel.
- 6) Bouche largement ouverte, mâchoires garnies de dents coniques, pointues, ce qui indique un régime carnivore.
- 7) Une fosse de Bridge.
- 8) *Suspensorium* très oblique, préopercule coudé. Le maxillaire présente une région postérieure très développée prenant contact avec le préopercule.
- 9) Un court rostre proéminent, couvert par un rostral impair qui sépare les deux nasaux.
- 10) Le canal supraorbitaire ne se jette pas dans le canal infraorbitaire. Il se termine typiquement dans le pariétal.
- 11) Pas d'interopercule.
- 12) Des clavicules à la ceinture scapulaire dermique.

Cette liste n'est pas exhaustive ; des caractères moins importants, ou relatifs à certaines particularités du crâne dermique ou du squelette viscéral, pourraient y être ajoutées. Elle suffit cependant à définir sans ambiguïté un type archaïque généralisé.

Les Actinoptérygiens répondant à ce type palæoniscoïde dominant depuis le Dévonien moyen jusqu'au Permien, mais subsistent jusqu'au Crétacé. *Coccolepis* du Crétacé inférieur diffère peu de *Stegotrachelus* du Dévonien, l'évolution n'ayant modifié que des points de structure peu importants, tels que le degré d'ossification du neurocrâne, la forme du corps, la position des nageoires, etc...

Il est cependant nécessaire d'ajouter que dès la période paléozoïque s'observe une certaine variabilité qui se manifeste par l'existence de rameaux évolutifs divergents plus ou moins nettement individualisés. *Tarrasius*, sur lequel nous reviendrons, est du Carbonifère inférieur. *Phanerorhynchus*, auquel un rostre allongé et des écailles de grande taille confèrent une certaine ressemblance avec les Esturgeons, est connu du Carbonifère supérieur. *Dorypterus*, au corps comprimé latéralement et aux écailles réduites, fait son apparition au Permien supérieur. A la même époque appartient également *Acentrophorus* qui, en réalité, est déjà un véritable Holostéen. Il faut malgré tout attendre le Trias pour assister à un renouvellement brusque et généralisé des faunes ichthyennes, et voir s'épanouir une floraison de formes nouvelles qui viennent relayer les précédentes, alors nettement en déclin ou en voie de transformation évolutive.

L'origine des Actinoptérygiens primitifs reste obscure, probablement à cause de notre connaissance insuffisante des Poissons du Dévonien moyen et des époques immédiatement antérieures. C'est en effet dans l'Old Red qu'ont été découverts les deux genres *Stegotrachelus* et *Cheirolepis*. Or ils possèdent l'un et l'autre les caractéristiques essentielles des Actinoptérygiens, de sorte que ces derniers constituent en définitive un groupe cryptogène déjà bien individualisé au Dévonien moyen. L'apparition brusque dans un étage géologique d'un type morphologique nouveau est d'ailleurs un phénomène fréquent. On peut seulement en conclure que les formes ancestrales qui l'ont précédé n'ont pas été fossilisées ou ne sont pas parvenues à notre connaissance.

A partir de l'ensemble homogène des formes palæoniscoïdes, se seraient détachés quatre groupes évolutifs différents :

1) Chirolépidoïdes. Groupe très tôt détaché et très tôt éteint, sans ramifications latérales, puisqu'il n'est connu que par le seul genre *Cheirolepis* du Dévonien moyen.

2) Chondrostéoïdes. Groupe commençant à s'individualiser au Trias, et dont partent quelques rameaux divergents. A aucune époque vraiment dominant, il s'est toutefois maintenu jusqu'à nos jours. Les Acipensérinés et les Polyodontinés en sont les représentants actuels.

3) Holostéoïdes. Ce groupe, de beaucoup le plus important, et s'épanouissant en innombrables rameaux latéraux, renferme la presque totalité des Actinoptérygiens secondaires et tertiaires. Par les Subholostéens, il paraît être l'aboutissement et la continuation directe des Palaeoniscoïdes. Certains rameaux se sont éteints au Trias, mais beaucoup ont persisté jusqu'à l'époque actuelle, et ont donné naissance à l'extraordinaire diversité de spécialisations que nous rencontrons maintenant parmi les Téléostéens.

4) Polyptéroïdes. Les Polyptéridés, qui se rattachent aux Actinoptérygiens, forment un quatrième groupe, distinct des précédents. Il ne semble pas que leur origine palaeoniscoïde puisse être mise en doute. A tout prendre, ils diffèrent moins d'un Palaeoniscidé typique qu'un Esturgeon ou un Silure. Mais, pour aller plus loin, nous devons rechercher s'il existe une famille fossile à laquelle les Polyptères puissent être rattachés par voie de filiation directe. Aucune des familles triasiques subholostéennes ne peut être retenue. Toutes, par certains caractères, sont déjà engagées dans une direction évolutive différente. La même impossibilité joue aussi vis-à-vis des derniers représentants des Palaeoniscoïdes, qui ont persisté jusqu'au Trias comme *Glaucolepis*, et même au delà puisque *Coccolepis* est du Crétacé inférieur, mais sont tous des formes marines déjà spécialisées.

MOY-THOMAS, dans une note préliminaire (1933 a), pensait pouvoir rapprocher les Polyptéridés du genre *Tarrasius*, datant du Carbonifère inférieur. En réalité, une étude plus approfondie de la structure et des affinités de *Tarrasius problematicus* (MOY-THOMAS, 1934), montra qu'il s'agissait d'une forme ne présentant que des caractères de convergence avec les Polyptéridés. La forme anguilloïde, l'absence de pelviennes, les nageoires dorsale et anale très allongées et continues avec la caudale diphycerque, la peau nue dans la région antérieure du corps et couverte de petites écailles palaeoniscoïdes dans la région caudale, la nageoire pectorale verticale dont la base forme un lobe écaillé, l'absence de fulcra, les lépidotriches non bifurqués à leur extrémité distale, toutes ces particularités témoignent d'un degré de spécialisation déjà élevé. *Tarrasius* ne peut être que l'aboutissement d'un rameau évolutif détaché très tôt de la souche palaeoniscoïde, et qui, vraisemblablement, s'est éteint au Carbonifère sans descendance, après avoir atteint une spécialisation comparable à celle de *Calamoichthys*.

ALDINGER (1937, p. 299) considère le genre *Scanilepis*, des dépôts d'eau douce du Lias, comme une forme intermédiaire possible entre les Elonichthyidés et les Polyptéridés. Cette opinion est basée uniquement sur la structure des écailles et de la nageoire dorsale, car le crâne et les nageoires pectorales sont trop imparfaitement connues pour être prises en considération. Si intéressants que soient les points de ressemblance entre les écailles de *Scanilepis* et de *Polypterus*, elles ne sauraient cependant suffire à démontrer une parenté phylogénétique, de sorte que l'opinion d'ALDINGER ne peut être adoptée qu'au titre d'hypothèse de travail, en attendant que l'organisation des Scanilépidés soit mieux connue.

Quant à rattacher les Polyptéridés aux Elonichthyidés, c'est-à-dire à la famille permo-carbonifère la moins spécialisée de Palaeoniscoïdes, il semble que ce soit actuellement la solution qui explique le mieux les caractères primitifs qui ont été conservés par les Polyptéridés. La figure 56 représente deux jalons possibles entre un Palaeoniscoïde typique et un Polyptère. Il n'est pas besoin d'insister sur le fait que tous les intermédiaires sont inconnus. Néanmoins, comme la forme de départ supposée est permo-carbonifère et la forme d'aboutissement

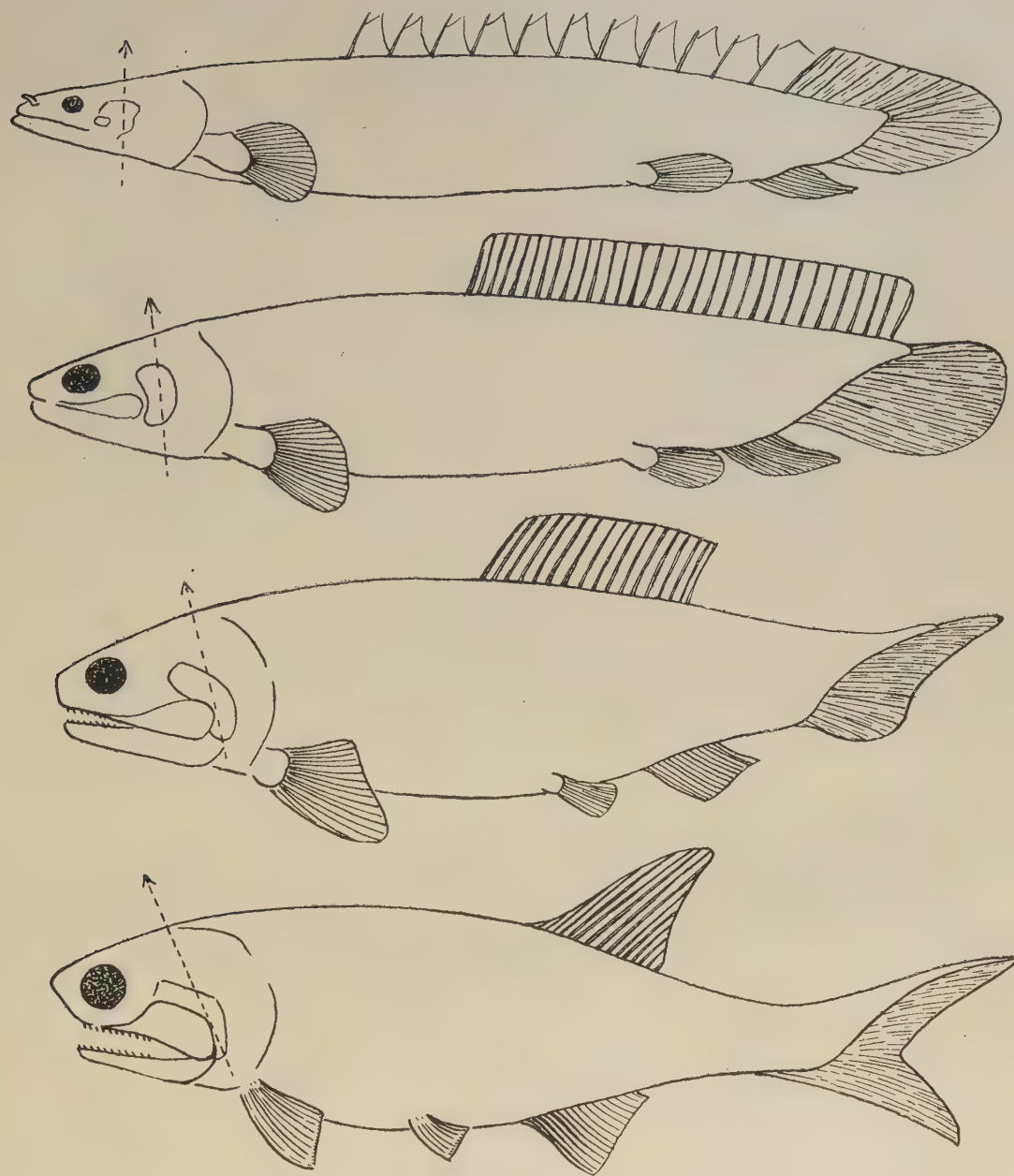


FIG. 56. — Schème montrant l'évolution possible entre un Palaeoniscoïde typique (en bas) et un Polyptère (en haut). Diminution de la taille de l'œil et des myodomes ; réduction du maxillaire ; redressement du suspensorium ; formation de la brachyptérygie ; allongement de la dorsale ; réduction de l'hétérocercle caudale.

actuelle, de multiples hypothèses peuvent être proposées pour expliquer une évolution dans une région et à une époque pour lesquelles les documents paléontologiques font défaut. Des considérations d'ordre biogéographique vont nous conduire à l'une de ces hypothèses.

Les documents paléontologiques relatifs aux Polyptéridés sont rares. Mais de ce fait même, ils méritent d'être soigneusement notés. Presque toujours il s'agit d'écailles, car ce sont les parties les plus dures qui ont le plus de chances d'être conservées par la fossilisation.

1) STROMER (1936, p. 41-44, pl. 1, fig. 11 et 12) a décrit un lot d'écailles provenant de l'étage de Baharije (Crétacé moyen-Tertiaire inférieur). La plus grande mesure 25 mm. de haut sur 16 de large. La surface externe est profondément sculptée.

2) STROMER (1905, pl. 16, fig. 30 ; 1936, pl. 1, fig. 8) a également décrit trois écailles provenant de l'Eocène supérieur du Fayoum. La surface externe est profondément sculptée. La plus grande de ces écailles mesure 30 mm. de haut sur 24 de large. Si l'on considère que pour un *P. bichir* de 600 mm. les dimensions correspondantes sont de 9,5 et 8 mm., on doit conclure que l'espèce de l'Eocène du Fayoum mesurait environ 1 m. 80 de long. Cette taille est très supérieure à celle des espèces actuelles : *P. bichir lapradei* ne dépasse pas 740 mm.

Ces restes très fragmentaires ne permettent pas de se faire une idée exacte des Poissons auxquels ils appartenaient. On peut seulement en conclure que dès la fin du Secondaire, la famille des Polyptéridés était représentée dans les eaux douces du Continent africain, et notamment dans le Paléo-Nil qui se jetait dans le golfe lybique. Ces espèces atteignaient des tailles plus élevées que les espèces actuelles. On ne peut pour cette raison les considérer comme leurs ancêtres directs.

4) ARAMBOURG (1947, p. 471, pl. 38, fig. 2, 3, 4, pl. 39, fig. 7, 7a) a décrit des vertèbres et des écailles provenant des dépôts quaternaires du bassin du lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo. Ces restes, qui appartiennent incontestablement à un *Polypterus*, étaient associés à une faune d'eau douce analogue à celle qui peuple encore les lacs et les fleuves africains. Toutefois, la surface externe des écailles porte une ornementation formée de rides sinueuses longitudinales plus ou moins irrégulières mais fortement saillantes. Les dimensions de ces écailles correspondent à celles des espèces actuelles. ARAMBOURG a rattaché provisoirement la forme fossile de l'Omo à l'une de celles qui vivent encore dans la même région, sous le nom de *P. bichir ornatus*.

Aucun vestige de Polyptéridés n'a été signalé en dehors de l'Afrique, d'où l'on peut conclure que la famille est endémique sur ce continent depuis une époque très ancienne.

Si l'on examine la répartition géographique des diverses espèces de Polyptéridés actuelles, on est conduit à les répartir en trois groupes (Fig. 57).

1) Groupe congolais :

P. delhezi, *P. weeksi* (Bassin central du Congo).

P. ornatipinnis (Bas Congo, bassin central du Congo, Katanga).

P. palmas (Bas Congo, bassin central du Congo).

P. retropinnis retropinnis (Bassin central du Congo, bassin de l'Ogôoué).

Il faut ajouter à ces espèces du genre *Polypterus* le genre *Calamoichthys* qui habite la région côtière depuis le Chiloango jusqu'au Delta du Niger. Son aire d'extension débordé donc largement le système hydrographique du Congo. Elle reste cependant nettement distincte de celle des espèces du groupe suivant.

2) Groupe guinéen :

P. ansorgei (Guinée portugaise, riv. Corbal, Guinée française, mare de Sofa, Kouroussa).

P. palmas (Guinée portugaise, riv. Corbal, Guinée française, riv. Friguiagbé, Sierra Leone, Libéria).

P. retropinnis lowei (Libéria).



FIG. 57. — Répartition des diverses espèces de Polyptéridés.

- I. Groupe congolais.
- II. *Calamoichthys*.
- III. Groupe guinéen.
- IV. Groupe ubiquiste.
- +. Localités ayant livré des restes de Polyptéridés fossiles.

On remarquera que ce groupe comprend seulement trois espèces. *P. palmas*, la plus largement répandue, appartient également au groupe congolais. *P. retropinnis lowei* n'est qu'une sous-espèce très voisine de *P. retropinnis retropinnis*. Enfin, *P. ansorgei* est considéré par POLL (1941, p. 167) comme une espèce devant être rattachée au groupe *P. weeksi*, *P. delhezi*, *P. ornatipinnis*, ce qui suffit à montrer ses affinités congolaises. Le groupe guinéen possède en définitive des

rapports très étroits avec le groupe congolais, dont il représente sans doute une fraction isolée depuis une époque relativement récente. L'absence de Polyptères de l'un ou l'autre groupe dans la zone qui s'étend du Libéria au Gabon résulte probablement de conditions écologiques défavorables. En effet, les espèces du troisième groupe, que nous allons envisager maintenant, sont réparties du Sénégal à l'Angola, ce qui prouve que, pour les Polyptères, les communications entre les bassins hydrographiques ont été possibles.

3) Groupe ubiquiste :

P. bichir lapradei (Sénégal, Gambie, Guinée portugaise, riv. Gebra, Niger, riv. Benoué).

P. bichir bichir (Nil, lac Rodolphe, riv. Omo, lac Tchad, riv. Chari).

P. bichir katangæ (Bassin du Congo, Katanga, Lualaba).

P. endlicheri endlicheri (Nil blanc, Bahr el Gebel, lac Tchad, riv. Chari, Niger).

P. endlicheri congicus (Bassin du Congo, lac Tanganika).

P. senegalus (Nil blanc, lac Albert, lac Rodolphe, riv. Omo, lac Tchad, riv. Chari, Sénégal, Gambie, Volta, Niger, riv. Benoué, bassin du Congo).

La vaste répartition des espèces de ce troisième groupe pose évidemment le problème de l'intercommunication entre les bassins fluviaux et les lacs actuels de l'Afrique tropicale et équatoriale. Du point de vue géographique, des phénomènes de cet ordre peuvent être admis sans discussion. Nombreuses sont les preuves de variations climatiques étendues au cours du Quaternaire, et de captures entre bassins hydrographiques dans la région qui nous intéresse. L'existence de vallées n'ayant pas atteint leur profil d'équilibre, à côté d'anciennes vallées abandonnées, témoigne du caractère récent et de l'ampleur de ces modifications. Les trois espèces ubiquistes, *P. bichir*, *P. endlicheri*, *P. senegalus*, ayant leur aire de répartition centrée sur le bassin du Congo, évoquent bien l'idée d'un peuplement centrifuge par la voie des cours d'eau : jusqu'à la Méditerranée par la vallée du Nil et jusqu'aux côtes atlantiques ouest par les grands fleuves sahéliens et sahariens, dont le Sénégal et le Niger moyen sont les derniers témoins. Les espèces guinéennes ont fort bien pu gagner leur habitat à partir de la région congolaise, à la faveur des mêmes modifications hydrographiques. Il est à noter cependant que la ligne de partage des eaux entre les fleuves qui se dirigent vers l'Océan Atlantique ou la Méditerranée d'une part, et ceux qui se dirigent vers l'Océan Indien d'autre part, n'a pu être franchie. La barrière désertique du Sahara ne l'a pas été davantage, puisque les Polyptères sont inconnus en Afrique du Nord.

En résumé, la répartition actuelle des Polyptéridés nous conduit à considérer le bassin du Congo comme le centre de dispersion des espèces modernes. Celles-ci correspondraient à un dernier épanouissement du groupe, et chacune aurait gagné son habitat actuel au cours du Quaternaire. Mais il est évident qu'à côté de l'ancêtre maintenant disparu de ces formes vivantes, d'autres espèces également éteintes ont pu exister dans des régions différentes. D'après MEEK (1916), un climat tropical humide aurait régné sur l'hémisphère Sud depuis une époque antérieure à la disparition du Continent de Gondwana et à la séparation entre l'Antarctide et l'Afrique. Ces conditions auraient permis la survivance de types dulcaquicoles primitifs. L'absence de Polyptéridés dans les eaux douces de l'Afrique du Sud pourrait alors résulter d'une dessiccation climatique graduelle, due à d'importantes modifications d'ordre géographique.

Toutefois, la possibilité pour l'ensemble des Polyptéroïdes d'une évolution sur place dans le centre africain doit être prise très sérieusement en considération. En effet, le bassin du Congo occupe l'une des régions géologiquement les plus anciennes de l'Afrique tropicale et équatoriale. Ce domaine a très bien pu jouer le rôle d'une terre d'asile pour un groupe de Poissons d'eau douce. Depuis le Carbonifère, elle n'a été affectée par aucun mouvement orogénique, ni par

aucune transgression marine. Il est en outre probable que les climats désertiques ou glaciaires n'y ont jamais sévi avec une intensité suffisante pour détruire la totalité de la faune ou la forcer à émigrer. Des Palaeoniscoïdes réfugiés dans les eaux douces de ce bouclier africain à la fin des temps primaires auraient donc pu y évoluer et s'y maintenir jusqu'à l'époque moderne.

Ceci expliquerait :

1) Que les Polyptéroïdes ne se soient jamais répandus en dehors du Continent africain, et que l'on ne connaisse aucune forme affine dans les dépôts fossilifères des autres régions du globe.

2) Que leurs représentants actuels, les Polyptéridés, possèdent des caractères anatomiques et morphologiques très particuliers qui les distinguent de tous les autres Actinoptérygiens dont l'évolution s'est poursuivie dans des conditions différentes. C'est ainsi que pour un certain nombre de familles de Téléostéens, une origine marine et une immigration plus ou moins récente dans les eaux douces africaines peuvent être admises ; pour d'autres, une émigration à partir d'un habitat extra-africain semble s'imposer, etc...

Si cette hypothèse de l'évolution d'une lignée d'Actinoptérygiens primitifs, isolés dans le centre de l'Afrique, doit être retenue comme la plus vraisemblable pour expliquer l'origine des Polyptéridés, il ne faut pas s'attendre à la voir confirmée par de prochaines découvertes paléontologiques. En effet, et malheureusement, sur les terrains primaires du centre africain, les dépôts sédimentaires continentaux sont peu développés ou azoïques. Tout ce que l'on peut espérer, ce sont de nouvelles découvertes d'écailles dans les dépôts d'estuaire qui sont inclus dans la bordure des sédiments marins secondaires et tertiaires, et qui, dans bien des cas, n'ont pas été explorés par les paléontologistes. Il est cependant probable que les éléments nouveaux qui seront apportés dans l'avenir à l'histoire des Polyptéridés, s'intégreront dans le schème qui vient d'être exposé, plutôt qu'ils n'obligeront à le remanier d'une façon appréciable.

BIBLIOGRAPHIE

Pour être complète, une bibliographie des Polyptéridés devrait comprendre tous les ouvrages généraux d'Anatomie comparée et de Systématique, la plupart des travaux concernant les Poissons et la pêche en Afrique, ainsi qu'un grand nombre de notes ou mémoires qui mentionnent les Polyptères à un titre ou à un autre. Devant l'abondance de la matière, je me suis vu obligé de ne retenir dans la bibliographie ci-dessous que les ouvrages fondamentaux et ceux cités dans le texte. La plupart comportent eux-mêmes une bibliographie restreinte à laquelle on se reportera pour chaque point particulier. Des références nombreuses et précises ont été dispensées dans le texte chaque fois que cela a paru devoir être utile pour faciliter les recherches.

1835. AGASSIZ (L.). — *Recherches sur les Poissons fossiles*. Vol. 2 et atlas. Neuchâtel.
1932. ALDINGER (H.). — Ueber einen Eugnathiden aus der Unterer Wolgastufe von Ostgrönland. *Medd. Grönland*, 86, 4, pp. 1-51, fig. pl.
1937. — Permische Ganoidfische aus Ostgrönland. *Medd. Grönland*, 102, 3, pp. 1-392, fig. pl.
1889. ALLIS (E.-P.). — The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*. *Journ. Morph.*, 2, pp. 463-540, fig.
1897. — The cranial muscles, and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. *Journ. Morph.*, 12, pp. 487-808, fig. pl.
- 1900a. — The lateral sensory canals of *P. bichir*. *Anat. Anz.*, 17, pp. 433-451, fig.
- 1900b. — The premaxillary and maxillary bones and the maxillary and mandibular breathing valves of *P. bichir*. *Anat. Anz.*, 18, pp. 257-289, fig.
1908. — The pseudobranchial and carotid arteries in *Polypterus*. *Anat. Anz.*, 33, pp. 217-227, fig.
1909. — The cranial anatomy of the mail-cheeked fishes. *Zoologica*, 22, pp. 1-219, pl.
1914. — The pituitary fossa and trigemino-facialis chamber in Selachians. *Anat. Anz.*, 46, pp. 225-253, fig.
- 1918a. — On the origin of the hyomandibula of the Teleostomi. *Anat. Rec.*, 15.
- 1918b. — The ophthalmic nerves of the gnathostome Fishes. *J. Compar. Neurol.*, 30.
- 1919a. — On the homologies of the squamosal bone of Fishes. *Anat. Rec.*, 17.
- 1919b. — The myodome and trigemino-facialis chamber of Fishes and the corresponding cavities in higher Vertebrates. *Journ. Morph.*, 32, pp. 207-322, pl.
- 1919c. — The homologies of the maxillary and vomer bones of *Polypterus*. *Amer. J. Anat.*, 25.
1922. — The cranial anatomy of *Polypterus* with special references to *P. bichir*. *Journ. Anat. London*, 56, pp. 189-294, pl.
1931. — Concerning the hypophysial and naso-hypophysial canals in certain fossil Fishes. *Acta Zool.*, 12, pp. 69-81.
1947. ARAMBOURG (C.). — *Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo*. Mission scientifique de l'Omo, 1932-1933. Vol. I, fasc. 3, Paris.
1851. AYRES (W.-O.) — Description of a new species of *Polypterus* from West Africa (*P. palmas*). *Boston Journ. Nat. Hist.*, 6, pp. 241-246, pl.

1913. BANFORD (E.). — Variations in the skeleton of the pectoral fins of *Polypterus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1913, pp. 292-300, fig.
1886. BEMMELEN (J.-F. van). — Ueber vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 6, pp. 165-184, pl.
1939. BERG (L.-S.). — A pineal foramen in *Palaeoniscidae*. *C.R. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 25, n° 7, pp. 633-635, fig.
- 1940a. — Classification of Fishes both recent and fossil. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. U.R.S.S.*, Vol. 5, 2, pp. 87-517, fig.
- 1940b. — On the systematical position of *Polypteridae*. *Zool. J. Moscou*, 19, pp. 727-740.
1895. BICKFORD (E.). — The hypophysis of the *Calamoichthys calabaricus* (Smith). *Anat. Anz.*, 10, pp. 465-470.
1901. BOULENGER (G.-A.). — *Les Poissons du bassin du Congo*. Bruxelles, 532 p., fig. pl.
1907. — *The Fishes of the Nile*, in *Zoology of Egypt*. London, 578 p., pl.
1909. — *Catalogue of the fresh-water Fishes of Africa in the British Museum*. London, Vol. 1, 373 p., fig.
1906. — *Id.*, Vol. 2, 392 p., fig.
1877. BRIDGE (T.-W.). — The cranial osteology of *Amia calva*. *Journ. Anat. Physiol. London*, 11, pp. 605-622, pl.
1878. — On the osteology of *Polyodon folium*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 169, 2, pp. 683-733, pl.
1890. — Some points in the cranial anatomy of *Polypterus*. *Proc. Phil. Soc. Birmingham*, 6, pp. 118-130.
1934. BROTZEN (F.). — Die Morphologie und Histologie des *Proostea* (Acanthodiden) Schuppen. *Ark. Zool. Stockholm*, 26 A, n° 23, pp. 1-27, fig. pl.
1931. BROUGH (J.). — On fossil Fishes from the Karoo System and some general considerations on the Bony Fishes of the Triassic Period. *Proc. Zool. Soc. London*, 1931, pp. 235-296, fig. pl.
1936. — On the evolution of the Bony Fishes during the Triassic Period. *Biol. Rev. Cambridge*, 11, pp. 385-405, fig.
1939. — The Triassic Fishes of Besano, Lombardy. *British Museum London*, 40, 117 p., fig. pl.
1899. BUDGETT (J.-S.). — Observations on *Polypterus* and *Protopterus*. *Proc. Philos. Soc. Cambridge*, 10, pp. 236-240.
1901. — On the breeding-habits of some West-African Fishes with an account of the external features in the development of *Protopterus annectens*, and a description of a larva of *Polypterus lapradii*. *Trans. Zool. Soc. London*, 16, pp. 115-136, fig. pl.
1902. — On the structure of the larval *Polypterus*. *Trans. Zool. Soc. London*, 16, pp. 315-340, fig. pl.
1931. BUJARD (E.). — Cartilage et Os. *Bull. Hist. Appl. Physiol. Path.*, 8(9), pp. 265-271.
1928. BUMILLER (O.-E.). — Beschreibung von Wachsmoellen der Glottisregion von *Polypterus bichir*. *Anat. Anz.*, 66, pp. 361-369, fig.
1896. COLLINGE (W.-E.). — The preopercular zone and sensory canal of *Polypterus*. *Anat. Anz.*, 12, p. 87.
1948. DAGET (J.). — Note sur les *Polypterus* du Niger moyen, notamment ceux de l'espèce *senegalus*. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 20, n° 1, pp. 82-86.
1888. DAMES (W.-B.). — Die Ganoiden des deutschen Muschelkalks. *Palaeont. Abhandl.*, 4, 2, pp. 131-180, fig. pl.
1924. DE BEER (G.-R.). — The prootic somites of *Heterodontus* and *Amia*. *Q. J. Microsc. Sci. London*, 68, pp. 17-38, fig.
1926. — Studies on the Vertebrate Head. 2. The orbito-temporal region of the skull. *Q. J. Microsc. Sci. London*, 70, pp. 266-307, fig.
1937. — *The development of the Vertebrate skull*, Oxford, 552 p., pl.

1947. DEVILLERS (C.). — Recherches sur le crâne dermique des Téléostéens. *Ann. Paléont.*, 33, pp. 1-94, fig. pl.
1892. DOLLO (L.). — Sur la morphologie des côtes. *Bull. Scient. France-Belgique*, 24, pp. 113-129.
1939. DUNKLE (D.-H.). — A new Palæoniscid Fish from the Texas Permian. *Amer. J. Sci. New Haven*, 237, n° 4, pp. 262-274, fig. pl.
1925. EDGEWORTH (F.-H.). — On the hyomandibula of *Selachii*, *Teleostomi* and *Ceratodus*. *Journ. Anat. London*, 60, pp. 173-193, fig.
1935. — *The cranial muscles of Vertebrates*. Cambridge, 300 p., fig.
1926. EMELIANOV (S.-V.). — Die Entwicklung der Rippen des *Acipenser*, *Amia*, *Lepidosteus* und *Polypterus*. *Rev. Zool. Russe, Moscou*, 6, n° 3, pp. 3-38, fig.
1928. — Die Entwicklung der Rippen und ihr Verhältniss zur Wirbelsäule. *Rev. Zool. Russe, Moscou*, 8, n° 2, pp. 1-75, fig.
1895. FRITSCH (A.). — *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens*. Vol. 3, Prague.
1929. FUCHS (H.). — Ueber das Os parahyoideum der Anuren, Amphibien und der Crossopterygier. *Morphol. Jahrb.*, 63, pp. 408-453, fig.
1897. FUERBRINGER (M.). — Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, in *Festschrift v. C. Gegenbaur*. Leipzig, pp. 349-788, fig. pl.
1906. GAUPP (E.). — Die Entwicklung des Kopfskelettes, in Hertwig, *Handbuch d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre*. Iéna, vol. 3, pp. 573-874, fig.
1864. GEGENBAUR (C.). — Ueber die Bildung des Knochengewebes. *Iéna, Zeitschr. Naturw.*, 1, pp. 343-369, pl., et 3, pp. 206-246, pl.
1867. — Ueber primäre und secundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialkranium. *Iéna, Zeitschr. Naturw.*, 3, pp. 54-73.
1878. — Ueber das Kopfskelet von *Alepocephalus rostratus*, Risso. *Morphol. Jahrb.*, 4, Suppl., pp. 1-42, fig. pl.
1895. — Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. *Morphol. Jahrb.*, 22, pp. 119-160, fig.
1898. — *Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen*, Leipzig, 2 vol.
1802. GEOFFROY SAINT-HILAIRE (E.). — Histoire naturelle et description d'un nouveau genre de poisson du Nil nommé Polyptère. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, 1, pp. 57-68, pl.
1936. GÉRARD (P.). — Les appareils sensoriels de l'épiderme chez *Polypterus weeksi*. *Ann. Soc. Zool. Belg.*, 67, pp. 33-40, fig.
- 1936a. GÉRARD (P.) et CORDIER (R.). — Sur la persistance d'une connexion bucco-hypophysaire chez les Crossoptérygiens adultes (*Polypterus ornatipinnis*). *Ann. Soc. Zool. Belg.*, 67, pp. 87-90, fig.
- 1936b. — C.R. Ass. Anat. Congrès int. Anat. Milan.
1923. GILL (E.-L.). — The permian Fishes of the genus *Acentrophorus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1923, 1, pp. 19-40, fig.
1925. — The permian Fish *Dorypterus*. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 53, 3, n° 31, pp. 643-661, fig.
1884. GÖELDI (E.-A.). — Kopfskelet und Schultergürtel von *Loricaria cataphracta*, *Balistes capriscus* und *Acipenser ruthenus*. *Iéna, Zeitschr. Naturw.*, 17, pp. 401-447, pl.
1895. GOEPPERT (E.). — Untersuchung zur Morphologie der Fischrippen. *Morphol. Jahrb.*, 23, pp. 145-217, fig. pl.
- 1907a. GOODRICH (E.-S.). — On the systematic position of *Polypterus*. *Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci.*, 77th Meet., pp. 545-546.
- 1907b. — On the scales of fish living and extinct and their importance in classification. *Proc. Zool. Soc. London*, 1907, pp. 751-774, fig. pl.

1909. — Cyclostomes and Fishes, in Lankester, *A Treatise on Zoology*, vol. 9, 518 p., fig. London.
1928. — *Polypterus* a Palæoniscid? *Palæobiol. Vienne*, 1, 1, pp. 87-91.
1930. — *Studies on the structure and development of Vertebrates*. London, 837 p., fig.
1904. GREGORY (W.-K.). — The relations of the anterior visceral arches to the chondrocranium. *Biol. Bull.*, 7, pp. 55-66, fig.
1899. HARRINGTON (N.-R.). — The life habit of *Polypterus*. *Amer. Naturalist*, 33, pp. 721-728.
1938. HAINES (W.). — The posterior end of Meckel's cartilage and related ossifications in Bony Fishes. *Q. J. Microsc. Sci.*, 80, pp. 1-38, fig.
1937. HAMMARBERG (F.). — Zur Kenntnis der ontogenetischer Entwicklung des Schädels von *Lepidosteus platystomus*. *Acta Zool. Stockholm*, 18, pp. 209-337, fig.
1915. HENNIG (E.). — Otolithen bei *Palæoniscus*. *Berlin. Sitzber. Ges. Natf. Freunde*, 1915, pp. 52-55.
1911. HERONYMUS (C.). — Die Entwicklung des Brustflossenskelettes bei *Amia calva*. *Anat. Anz.*, 39, pp. 193-203, fig.
1879. HERTWIG (O.). — Ueber das Hautskelet der Fische. 2. (*Lepidosteus* und *Polypterus*). *Morphol. Jahrb.*, 5, pp. 1-21, pl.
1928. HOLMGREN (N.). — Notes on the skull of *Calamoichthys*. *Acta Zool. Stockholm*, 9, pp. 327-329.
1942. — General morphology of the lateral sensory line system of the head in fish. *K. Svenska Vet. Handl.*, 20, 1, pp. 1-46, fig.
1943. — Studies on the head of Fishes. 4. *Acta Zool. Stockholm*, 24, pp. 1-188, fig.
1936. HOLMGREN (N.) et STENSIÖ (E.). — Kraniaum und Visceralskelett der Akranier; Cyclostomen und Fische, in Bolk, *Handb. Vergl. Anat. Wirbeltiere*, vol. 4, Vienne, pp. 233-500, fig.
1861. HUXLEY (T.-H.). — Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. *Mem. Geol. Surv. United Kingdom*, 1861, pp. 1-46, fig. pl.
1864. — *Lectures on the Elements of Comparative Anatomy*. London, 303 p.
1942. JARVIK (E.). — On the structure of the snout of Crossopterygians and lower Gnathostomes in general. *Zool. Bidrag. Upsala*, 21, pp. 235-675, fig. pl.
1944. — On the exoskeletal shoulder-girdle of Teleostomian Fishes, with special reference to *Eusthenopteron foordi*, Whiteaves. *K. Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, (3), 21, n° 7, pp. 1-32, fig.
1947. — Notes on the pit-lines and dermal bones of the head in *Polypterus*. *Zool. Bidrag. Upsala*, 25, pp. 60-70, fig.
1907. KERR (J.-G.). — The development of *Polypterus senegalus*, Cuv., in *Budgett Memorial Volume*. Cambridge, pp. 195-284, fig. pl.
1932. — Archaic Fishes, *Lepidosiren*, *Protopterus*, *Polypterus* and their bearing upon problems of Vertebrate Morphology. *Iena, Zeitschr. Naturw.*, 67, pp. 419-433.
1896. KLAATSCH (H.). — Die Brustflosse der Crossopterygier, in *Festschrift von C. Gegenbaur*, Leipzig, pp. 261-391, fig. pl.
1849. KOELLIKER (A. von). — *Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbeltiere*, Leipzig, 93 p.
- 1934a. KRYZANOVSKY (S.-G.). — Die Atmungsorgane der Fischlarven (Teleostomi). *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 58, pp. 21-60, fig.
- 1934b. — Die Pseudobranchie (Morphologie und biologische Bedeutung). *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 58, pp. 171-236, fig. pl.
1927. LAKJER (T.). — Studien über die Gaumenregion bei Sauriern im Vergleich mit Anamniern und primitiven Sauropsiden. *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 49, pp. 57-356, fig.
1918. LEHN (C.). — Beitrag zur Kenntnis des Primordialschädels von *Polypterus*. *Z. Angew. Anat. Konstitutionlehre. Berlin*, 2, pp. 349-408, fig.

1854. LEYDIG (F.). — Histologische Bemerkungen über den *Polypterus bichir*. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 5, pp. 40-74, pl.
1928. MARCUS (H.). — Ueber die Paarigkeit des Polypteriden-Glottis. *Morphol. Jahrb.*, 60, pp. 417-427, fig.
1940. MATVEIEV (B.-S.). — Origin of bony scales in Fishes. Development of ganoid scales of *Polypterus*. *C.R. Acad. Sci. U.R.S.S.*, N.S. 29, pp. 651-653.
1916. MEEK (A.). — *The migrations of fish*. London, 427 p., pl.
1915. MOODIE (R.-L.). — A new fish brain from the Coal Measures of Kansas. *J. Compar. Neurol.*, 25.
- 1933a. MOY-THOMAS (J.-A.). — Notes on the development of the chondrocranium of *Polypterus senegalus*. *Q. J. Microsc. Sci. London*, 76, pp. 209-229, fig.
- 1933b. — Anatomy and affinities of *Tarrasius problematicus*. *Nature*, London, 132, pp. 171-172.
1934. — The structure and affinities of *Tarrasius problematicus*, Traquair. *Proc. Zool. Soc. London*, 1934, 1, pp. 367-376, fig.
1938. — The problem of the evolution of the dermal bones in Fishes, in *Essay on Evolution*, Oxford, pp. 305-319, fig.
1939. — *Palaeozoic Fishes*. London (Methuen), 149 p., fig.
1938. MOY-THOMAS (J.-A.) and DYNE (M.-B.). — The Actinopterygian Fishes from the lower Carboniferous of Glencartholm, Eskdale, Dumfriesshire. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 59, 2, pp. 437-480, fig. pl.
1844. MUELLER (J.). — Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. *Abh. Akad. Wiss. Berlin*, 32, pp. 117-216, pl.
1858. — Ueber die Entwicklung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rachitischer Knochen. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 9, pp. 147-233.
1893. NICKERSON (W.-S.). — The development of the scales of *Lepidosteus*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.*, 24, pp. 115-139, pl.
1936. NIELSEN (E.). — Some few preliminary remarks on the Triassic Fishes from East Greenland. *Medd. Grönland*, 112, 3, pp. 1-55, fig.
1942. — Studies on Triassic Fishes. I. *Medd. Grönland*, 138, pp. 1-394, fig. pl.
1870. PARKER (W.-K.). — On the structure and development of the skull of the common fowl (*Gallus domesticus*). *Philos. Trans.*, 159, pp. 755-807, pl.
1922. PEHRSON (T.). — Some points in the cranial development of Teleostomian Fishes. *Acta Zool. Stockholm*, 3, pp. 1-63, fig.
1940. — The development of dermal bones in the skull of *Amia calva*. *Acta Zool. Stockholm*, 21, pp. 1-50, fig.
1944. — Some observations on the development and morphology of the dermal bones in the skull of *Acipenser* and *Polyodon*. *Acta Zool. Stockholm*, 25, pp. 27-48, fig.
1945. — The system of pit organ lines in *Gymnarchus niloticus*. *Acta Zool. Stockholm*, 26, pp. 1-8, fig.
1947. — Some new interpretations of the skull in *Polypterus*. *Acta Zool. Stockholm*, 28, pp. 399-455, fig.
- 1934a. PIVETEAU (J.). — L'histoire du tissu osseux. *La Terre et la Vie*, 1934, pp. 515-522, fig.
- 1934b. — Les Poissons du Trias inférieur. Contribution à l'étude des Actinoptérygiens. *Ann. Paléontologie*, pp. 1-86, fig. pl.
1933. POLL (M.). — Contribution à la faune ichthyologique du Katanga. *Ann. Mus. Congo (Zool.)*, 1, 3, pp. 101-152, fig.
1941. — Les tendances évolutives des Polyptères d'après l'étude systématique des espèces. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 72, pp. 152-173, pl.
1942. — Contribution à l'étude systématique des *Polypteridae* (Pisc.). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 35, pp. 143-179 et 269-317, fig.

1891. POLLARD (H.-B.). — On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus* (preliminary communication). *Anat. Anz.*, 6, pp. 338-344, fig.
1892. — On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 5, pp. 387-428, fig. pl.
1922. RAUTHER (M.). — Zur Kenntniss der Polypteridenlunge. *Anat. Anz.*, 55, pp. 290-297, fig.
1940. — Echte Fische 1, in Bronn, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Bd 6, Abt. 1, Leipzig, 1050 p., fig.
1937. RAYNER (D.-H.). — On *Leptolepis Bronni* (Agassiz). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 10, 19, pp. 46-74, fig.
1936. REMANE (A.). — Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge, in Bolk, *Handb. Vergl. Anat. Wirbeltiere*, vol. 4, Vienne, pp. 1-206, fig.
1881. RETZIUS (M.-G.). — Das membranöse Gehörorgan von *Polypterus bichir*, Geoffr., und *Calamoichthys calabaricus*, J.-A. Smith. *Biol. Untersuch. Stockholm*, 4, pp. 61-66, pl.
1946. ROMER (A.-S.). — The early evolution of Fishes. *Quart. Rev. Biol.*, 21, 1, pp. 33-39.
1885. SAGEMEHL (M.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. 3. *Morphol. Jahrb.*, 10, pp. 1-119, fig. pl.
1893. SCHEEL (C.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. *Morphol. Jahrb.*, 20, pp. 1-47, pl.
1934. SCHMÄEH (R.). — Die Entwicklung der Unterkieferknochen bei *Polypterus*. *Morphol. Jahrb.*, 74, pp. 364-379, fig.
1902. SCHREINER (K.-E.). — Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von *Amia* und *Lepidosteus*. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 72, pp. 467-524, fig. pl.
1896. SCUPIN (H.). — Vergleichende Studien über die Histologie der Ganoidschuppen. *Arch. Naturgesch.*, 62, pp. 145-186, pl.
1895. SEWERTZOV (A.-N.). — Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten, in Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. *Bull. Soc. Nat. Moscou*, 1895, pp. 186-284, pl.
1923. — The place of the cartilaginous Ganoids in the system and the evolution of the Osteichthyes. *Journ. Morph.*, 38, n° 1, pp. 105-145, fig.
1924. — The development of the dorsal fin in *Polypterus delhezi*. *Journ. Morph.*, 38, pp. 551-580, fig.
1925. — Zur Morphologie des Schädels von *Polypterus delhezi*. *Anat. Anz.*, 59, pp. 271-278, fig.
- 1926a. — Ueber den Bau und die Funktion der Rippen von *Polypterus*. *Anat. Anz.*, 61, pp. 274-280, fig.
- 1926b. — Die Morphologie der Brustflosser der Fische. *Iena, Z. Naturw.*, 62, pp. 343-392, fig.
1928. — The head skeleton and muscles of *Acipenser ruthenus*. *Acta Zool. Stockholm*, 9, pp. 193-319, fig. pl.
1931. — *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*. Iena.
1932. — Die Entwicklung der Knochenschuppen von *Polypterus delhezi*. *Iena, Z. Naturw.*, 67, pp. 387-418, fig. pl.
1934. — Evolution der Bauchflossen der Fische. *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 58, pp. 415-500, fig.
1924. SHANN (E.-W.). — Further observations on the myology of the pectoral region in Fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, 1924, 1, pp. 195-215, fig.
1910. SHEPHERD (C.-E.). — Comparisons of otoliths found in Fishes. *Zoologist*, sér. 4, 14, pp. 292-298, pl.
1901. SIEBENROCK (F.). — Ueber die Verbindungsweise des Schultergürtels mit dem Schädel bei den Teleostiern. *Ann. Naturhist. Hofmus. Wien*, 16, pp. 105-141, pl.

1865. SMITH (J.-A.). — Notice of a new genus of Ganoid fish allied to the genus *Polypterus*, recently received from Old Calabar. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 1862-66, 3, pp. 273-278.
1939. SMITH (J.-L.-B.). — A living Coelacanthid Fish from South Africa. *Trans. Roy. Soc. S. Africa*, 28, 1, pp. 1-106, fig. pl.
1921. STENSIÖ (E.-A.). — Triassic Fishes from Spitzbergen, 1, Vienne, 307 p., pl.
1925. — Triassic Fishes from Spitzbergen, 2. *K. Svenska Vet. Ak. Handl. Stockholm*, sér. 3, 2, pp. 1-239, fig. pl.
1932. — Triassic Fishes from East Greenland, collected by the danish Expeditions in 1929-1931. *Medd. Grönland*, 83, 3, pp. 1-305, fig. pl.
1935. — *Sinamia zdanskyi*, a new Amiid from the lower Cretaceous of Shantung, China. *Palaeont. Sinica*, C. 3, pp. 1-48, fig. pl.
1947. — The sensory lines and dermal bones of the cheek in Fishes and Amphibians. *K. Svenska Vet. Ak. Handl. Stockholm*, 24, 3, pp. 1-195, fig.
1882. STOEHR (P.-A.). — *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets der Teleostier*. Leipzig, 23 p., pl.
1905. STROMER (E.). — Die Fischreste des mittleren und oberen Eocäns von Ägypten, 2. *Beitr. Paläont. Geol. Oesterreich-Ungarns*, 18, pp. 163-192, pl.
1936. — Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. *Abh. Bayer. Akad. Wiss. N. F.* 33, pp. 1-102, fig. pl.
1887. SUTTON (J.-B.). — A critical study in cranial morphology. *Journ. Anat. Physiol.*, 22, pp. 28-37.
1933. SVENSSON (G.). — Freshwater Fishes from the Gambia River. Results of the Swedish Expedition 1931. *K. Svenska. Vet. Ak. Handl.*, 12, 3, pp. 1-102, fig. pl.
1866. TRAQUAIR (R.-H.). — Observations on the internal structure of *Calamoichthys*, a new genus of ganoid fish from Old Calabar. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 3, 18, pp. 114-117.
1871. — On the cranial osteology of *Polypterus*. *Journ. Anat. Physiol.*, 5, pp. 166-183, pl.
1881. — Report on fossil Fishes collected by the geological Survey of Scotland in Eskdale and Liddesdale. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 30, pp. 15-71, pl.
1911. — The Ganoid Fishes of the British Carboniferous Formations. Part I, n° 5, *Palæoniscidæ. Monogr. Palæontogr. Soc.*, pp. 123-158, fig. pl.
1912. — The Ganoid Fishes of the British Carboniferous Formations. Part I, n° 6, *Palæoniscidæ. Monogr. Palæontogr. Soc.*, pp. 159-180, fig. pl.
1911. VEIT (O.). — Die Entwicklung des Primordialcranium von *Lepidosteus osseus*. *Anat. Hefte*, 44, pp. 93-225, pl.
1935. WADE (R.-T.). — The Triassic Fishes of Brookvale, New South Wales. *British Museum, London*, 88 p., fig. pl.
1883. WALTHER (J.). — Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes (*Esox lucius*). *Iena, Z. Naturw.*, 16, pp. 59-84, pl.
1932. WASSNETZOV (W.). — Ueber die Morphologie des Schwimmblase. *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 56, pp. 1-36, fig.
1925. WATSON (D.-M.-S.). — The structure of certain Palæoniscids and the relationships of that group with other bony fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, 1925, pp. 815-870, fig. pl.
1928. — On some points in the structure of Palæoniscid and allied fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, 1928, pp. 49-70, fig.
1937. WESTOLL (S.-T.). — On the cheek-bones in Teleostome fishes. *Journ. Anat. London*, 71, pp. 362-382, fig.
1944. — The *Haplolepidæ*, a new family of late carboniferous bony fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 83, 1, pp. 1-121, fig. pl.
1939. WHITE (E.-I.). — A new type of palæoniscid fish with remarks on the evolution of the actinopterygian pectoral fins. *Proc. Zool. Soc. London*, B, 109, 1, pp. 41-61, fig. pl.

1904. WIEDERSHEIM (R.). — Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. *Zool. Jahrb. (Suppl.)*, 7, pp. 1-66, fig. pl.
1882. WIJHE (J.-W. van). — Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. *Niederl. Arch. Zool.*, 5, pp. 207-320, pl.
1922. — Frühe Entwicklungsstadien des Kopf- und Rumpfskeletts von *Acanthias vulgaris*. *Bidj. Dierk. Amsterdam*, 22, pp. 271-298, fig. pl.
1849. WILLIAMSON (W.-C.). — On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fishes. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1, pp. 435-475, pl.
1891. WOODWARD (A.-S.). — *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum*. Vol. 2, 567 p., fig. pl.
1895. — *Id.* Vol. 3, 534 p., fig. pl.
1908. — The fossil fishes of the Hawkesbury series at St. Peter's. *Mem. Geol. Surv. New South Wales*, 10, pp. 1-29, pl.
1885. WRIGHT (R.). — On the hyomandibular clefts and pseudobranchs of *Lepidosteus* and *Amia*. *Journ. Anat. Physiol.*, 19, pp. 477-497, pl.
-

ACHEVÉ D'IMPRIMER
LE 30 JUIN 1950
SUR LES PRESSES DE
L'IMP. A COUESLANT
A CAHORS (LOT)
□ 79.229 □

